НАЦІОНАЛЬНА АКАДЕМІЯ НАУК УКРАЇНИ
ІНСТИТУТ БОТАНІКИ ім. М.Г. ХОЛОДНОГО

О.М. НЕДУХА

ГЕТЕРОФІЛІЯ У РОСЛИН

Київ
Альтерпрес
2011

УДК 581.45: 57.012.4+579.234+575.113
ББК Е 564.15+Е556+Е041.12
Н42

Недуха О.М.

Н42 ГЕТЕРОФІЛІЯ У РОСЛИН. – К.: Альтерпрес, 2011. – 192 стр.: табл. 25, іл. 36 (кольорових – 16, чорно-білих – 20), список літ. – 37 стр.

ISBN 978-966-542-494-9

Монографія є узагальненням сучасних досягнень вивчення явища гетерофілії у рослин. В окремих розділах послідовно висвітлюються основні структурно-функціональні особливості прояву гетерофілії у вищих водних і суходільних рослин, включаючи морфологічні, анатомічні, ультраструктурні та функціональні характеристики листків, в тому числі підводних і надводних листків водних судинних рослин. В книзі викладено результати численних досліджень фітогормонів, аморфної форми целюлози, вторинних посередників (Ca^{2+}) і експресії генів, які задіяні у вияві гетерофілії, а також розглянуто теорії її виникнення. В монографії підкреслено визначальну роль явища гетерофілії як прояву дії екстремальних умов на рослин, якщо раптово відбувається затоплення чи обміління річок і озер. Монографія розрахована на широке коло біологів і насамперед на ботаніків, фізіологів, цитологів, гідробіологів і екологів. Вона може використовуватися як довідник для викладачів ботаніки, гідробіології й екології в університетах і сільськогосподарських інститутах і як посібник для аспірантів і студентів старших курсів, які спеціалізуються в галузі біології.

.

Відповідальні редактори: докт. біол. наук ***Н.О. Білявська*** і
докт. біол. наук ***О.М. Недуха***

Рецензенти:
докт. біол. наук *Н.О. Білявська,*
докт. біол. наук *С.М. Зиман,*
канд. біол. наук *Л.І. Буюн*

ISBN 978-966-542-494-9

© Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України, 2011
© Недуха О.М., 2011
© «Альтерпрес», 2011

ЗМІСТ

ПЕРЕДМОВА **5**
ВСТУП **7**

РОЗДІЛ ПЕРШИЙ

МОРФОЛОГІЧНА ТА СТРУКТУРНО–ФУНКЦІОНАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКИ ВЕГЕТАТИВНИХ ОРГАНІВ ГЕТЕРОФІЛЬНИХ РОСЛИН 10

1.1. Види рослин, у яких проявляється гетерофілія 11
1.2. Походження гетерофілії 13
1.3. Форма листків гетерофільних рослин 24
1.4. Вплив змін оточуючого середовища на вияв гетерофілії 30
1.5. Ростові характеристики рослин 33
1.6. Анатомічна будова листків і стебел гетерофільних рослин 39
1.6.1. Листки *Sium latifolium* 48
1.6.2. Листки *Sagittaria sagittifolia* 52
1.6.3. Листки *Nuphar lutea* 54
1.6.4. Стебла рослин 57
1.7. Епідерміс листків гетерофільних рослин 59
1.7.1. Продихи 59
1.7.2. Кутикула та віск 61
1.7.3. Гідатоди, трихоми й гідропоти 65
1.7.4. Водний транспорт і роль аквапоринів 68
1.7.5. Структура поверхні листків гетерофільних рослин 71
1.7.5.1. *Sium latifolium* 71
1.7.5.2. *Sagittaria sagittifolia* 75
1.7.5.3. *Nuphar lutea* 81
1.8. Ультраструктурні ознаки клітин листків і коренів 84
1.8.1. Листки *Sium latifolium* 87
1.8.2. Аеренхіма листків, стебел і коренів 95
1.9. Функціональна характеристика листків 99
1.9.1. Роль асиміляції CO_2 99

1.9.2. Роль фотосинтезуючих пігментів ... 101
1.9.3. Енергетичний та вуглеводний обмін ... 105
1.9.4. Рослини із C_3- та C_4-типом фотосинтезу ... 106
ВИСНОВКИ ... 107

РОЗДІЛ ДРУГИЙ

МЕХАНІЗМИ ПРОЯВУ ГЕТЕРОФІЛІЇ У РОСЛИН ... 110

2.1. Екзогенні фактори, які впливають на функціонування фотосинтезуючих клітин гетерофільних рослин ... 111
2.1.1. Освітленість ... 111
2.1.2. Субстрати вуглецевого живлення ... 112
2.2. Ендогенні механізми прояву гетерофілії у рослин ... 115
2.2.1. Фітогормональна регуляція ... 115
2.2.2. Роль целюлози ... 118
2.2.3. Ca^{2+} як вторинний посередник регуляторних процесів ... 125
2.2.4. Роль експресії генів, які беруть участь в регуляції поділу і розтягування клітин ... 135
ВИСНОВКИ ... 140

ЗАГАЛЬНІ ПІДСУМКИ ... 142
CONCLUSION ... 145

ЛІТЕРАТУРА ... 148
ДОДАТОК Покажчик латинсько-українських назв родин і видів рослин ... 185

ПЕРЕДМОВА

Запропонована увазі читачів монографія є узагальненням сучасних досягнень вивчення явища гетерофілії. Гетерофілія описана у багатьох видів судинних рослин, в тому числі у суходільних і вищих водних рослин. У водних рослин частина вегетативних органів росте під водою (підводні листки, стебла, корені), а інша частина органів (надводні й плаваючі листки, стебла, генеративні органи) – над водною поверхнею (у повітряному середовищі). Незважаючи на фундаментальність значення явища гетерофілії у рослин, її дослідження тривалий час не отримувало достатнього розвитку, хоча ці питання привертали увагу дослідників ще кілька століть тому, що було висвітлено, зокрема, в працях К. Гебеля (Goebel, 1891; 1900; цит. за Arber, 2008), В.Р. Заленського (1918), A. Arber (1920; 2008) та ін.

Проте лише в 60-х роках минулого століття, коли в лабораторній практиці з'явилися спектроскопія, електронна мікроскопія, а пізніше лазерно-конфокальна мікроскопія та молекулярно-генетичні методи, були запропоновані більш ефективні та інформативні підходи до вивчення функціонування фотосинтезуючих підводних листків. Відтоді почали досліджувати гетерофілію на ультраструктурному й молекулярному рівнях. Особливо за останні два десятиріччя накопичено велику кількість фактичного матеріалу, який є основою нового напрямку ботаніки.

Дані з гетерофілії почали використовувати в таксономічних дослідженнях (Sculthorpe, 1967), під час вивчення глобальних змін навколишнього середовища (Goliber, 1989; Goliber, Feldman, 1989; 1990; Givnish et al., 1994), дії низької та високої температури (Winn, 1999), змін освітленості та як парадигматичне явище у гідрофітів (Bradshaw, 1965). Останнім часом з'являються результати дуже цікавих досліджень явища гетерофілії у зв'язку з вивченням наслідків затоплення чи осушення ґрунтів і механізмів адаптації рослинних організмів до цих чинників. Модельними об'єктами для дослідження гетерофілії стали судинні рослини, які зростають у воді.

Вища водна рослинність України (справжня водна й повітряно-водна) відзначається унікальністю й багатством, що зумовлено природно-історичними та географічними факторами. За даними відомого ботаніка Д.В. Дубини (2006) площа вищої водної рослинності сягає 2,5 млн га. Водна рослинність відіграє надзвичайно важливу екологічну, гідрологічну, екосистемну та економічну роль і є достатньо вразливою, оскільки зазнає

як постійно зростаючого антропогенного впливу, так і опосередкованого впливу із-за трансформації екосистем на площах водозаборів. У зв'язку з цим, актуальним є збереження різноманіття рослинності, оскільки остання є автотрофним блоком гідросфери й має важливе значення у її функціонуванні.

У запропонованій монографії висвітлюються основні структурно–функціональні характеристики вияву гетерофілії у рослин, розглядаються етапи їхнього розвитку й можливі клітинні та молекулярні механізми цього явища.

Монографія складається із двох розділів. У першому розділі висвітлюються мінливість форми листкових пластинок, анатомічна будова листків, структура поверхні епідерми листків, фітогормональний баланс рослин, ростові характеристики органів і фотосинтез листків рослин, у яких виявляється гетерофілія. У цьому розділі наведені також результати порівняльних досліджень структурно–функціональної організації листків *Sium latifolium* L., *Sagittaria sagittifolia* L. і *Nuphar lutea* (L.) Smith, що були відібрані автором як модельні об'єкти для вивчення гетерофілії. У другому розділі монографії викладені результати досліджень дії екзогенних факторів, що можуть викликати гетерофілію, а також досягнення у вивченні клітинних і молекулярних механізмів прояву гетерофілії. У світі сучасних відомостей про роль вторинних посередників, зокрема, іонів кальцію, в реакції–відповіді рослин на зміни оточуючого середовища, розглядаю наші результати структурно-функціональних організації листків різних форм *S. latifolium*. Обговорюються також результати вивчення ролі аморфної форми целюлози у водному транспорті по апопласту клітин листків на послідовних стадіях онтогенезу гетерофільних рослин.

В заключення автор висловлює щиру вдячність рецензентам монографії: д–ру біол. наук. Нінель Олександрівні Білявській, д–ру біол. наук, проф. Світлані Миколаївні Зиман і канд. біол. наук Людмилі Іванівні Буюн.

Дослідження структурно–функціональної організації листків гетерофільних рослин проводилися автором у відділі клітинної біології та анатомії Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України. Автор висловлює щиру вдячність члену–кореспонденту НАН України, д.б.н., проф. Єлизаветі Львівні Кордюм за постійну підтримку при виконанні експериментальних робіт, співробітникам інституту (В.В. Бараненко, С.І. Жадько, В.А. Заславському, О.К. Золотарьовій, Д.О. Климчику, Л.Є. Козеко, А.Ф. Поповій, М.М. Федорончуку, Г.В. Шевченко) за участь у обговоренні результатів отриманих експериментальних даних, також за технічну допомогу при дослідженні матеріалу на лазерноскануючому мікроскопі та електронних мікроскопах співробітникам В.Л. Івасі та В.М. Новиченко.

Рогульник так, живя средь вод спокойных,
Пускает листья в виде нитей стройных;
Но волоски ветвятся много раз
И пьют они, как жабры, жизни газ;
Когда ж до водной глади достигает,
Широкие он листья распускает,
Сожженный солнцем, испаренья шлет
И радостно струи эфира пьет.

Эразм Дарвин. «Храм природы»
(Флора России)

ВСТУП

Гетерофілія виявляється в широкого кола судинних рослин. Явище гетерофілії – формування на одному стеблі листків різної форми, яке супроводжується змінами структурно−функціональної організації листків і стебел. Зміна форми листків – це вияв пластичності їхнього росту на всіх рівнях організації: починаючи зі зміни напрямку поділу клітин і закінчуючи змінами на субклітинному та молекулярному рівнях.

Такі зміни найбільш чітко виявлені у вищих водних рослин, у яких частина листків і стебел знаходиться у воді, а частина – над водою. Мінливість форми листків і структурно−функціональної організації клітин цього органу виявляється як явище гетерофілії. Рослини, які зростають у воді чи на суходолі, постійно взаємодіють з іншими видами ценозу та зазнають впливу оточуючого середовища: температури, вологості ґрунту та повітря, вітру, складу ґрунту, газового середовища та ін. Потенційна стійкість рослин в онтогенезі та фізіологічні відповіді рослини на дію зовнішніх факторів виявляються в пластичності фенотипу, що зумовлено відповідними змінами генотипу, який реагує на оточуюче середовище (Кордюм и др., 2003). Погляди про виникнення гетерофілії різнобічні. Деякі автори вважають, що найчастіше гетерофілія виявляється як прояв стійкої генетичної програми, в якій ювенільні листки відрізняються від зрілих листків (гетеробластний розвиток листків) (Briggs, Walters, 1984; Kerstetter, Poethig, 1998). Інші дослідники дотримуються думки, що гетерофілія виникає за дії екстремальних умов, коли раптово відбувається зміна оточуючого середовища для різних частин рослини (Kerstetter, Poethig, 1998). Тоді пер-

винний зовнішній сигнал спричиняє зміни експресії генів, що призводить до змін метаболізму та швидкості росту (Bailey-Serres, Voesenek, 2008).

Останнім часом починають з'являться результати дуже цікавих досліджень явища гетерофілії у зв'язку з вивченням впливу наслідків затоплення чи осушення ґрунтів на рослини та механізмів адаптації рослинних організмів до цих чинників. Модельними об'єктами для дослідження гетерофілії стали вищі рослини (гідрофіти), які зростають у воді. Вивчення біології гідрофітів необхідне у зв'язку з тим, що дія часткового або повного затоплення суходільних рослин з огляду змін клімату спричиняє не лише згубний вплив на їхній ріст і розвиток, але може призводити й до загибелі рослин унаслідок нестачі кисню. Це стосується як диких видів, так і культурних рослин, які зростають уздовж річок. Деякі види мають здатність виживати в таких умовах. Цим рослинам характерна певна стійкість до затоплення. Одна з головних проблем життєдіяльності живих організмів під водою – наявність у воді малої концентрації кисню, який погано в ній розчиняється, але має дуже високу дифузію. Дифузія газів у воді в 10000 разів більша, ніж їхня дифузія в повітрі (Armstrong et al., 1994). Анаеробний метаболізм у клітинах при аноксії спричиняє суттєві зміни в енергетичному балансі клітин і тканин, що також може призводити до вичерпання вуглеводних запасів тканин і накопичення токсичних речовин і продуктів їхньої ферментації з наступними пошкодженнями та загибеллю клітин (Drew, 1997).

Чутливість рослин до затоплення впливає на зменшення чисельності видів та їхнє розповсюдження в затоплюваних екосистемах (Bailey–Serres, Voesenek, 2008). Розповсюдження рослин, стійких до затоплення, обмежене на високих берегах річок та озер. Такі види зростають переважно на пологих берегах, де затоплення буває дуже часто, а розподіл рослин відбувається по вертикальній лінії паводка (Mommer, Visser, 2005).

Тривале затоплення характеризується багатьма згубними факторами, основні з яких: зміни в газообміні рослини та оточуючому середовищі, а також накопичення токсичних речовин у мулистому грунті навколо кореневої системи. У разі затоплення суттєво знижується газообмін між рослиною та оточуючим середовищем – це стосується обміну киснем, вуглекислим газом та етиленом. У рослині зменшується концентрація кисню, що обмежує аеробне дихання, навколо рослини збільшується концентрація етилену, а в грунті збільшується концентрація окислених солей, аж до токсичних концентрацій (Bailey-Serres, Voesenek, 2008). Незважаючи на це, затоплені рослини розвивають численні механізми для зниження негативних ефектів затоплення, які включають метаболічну й морфологічну пластичність, які спрямовані на найоптимальніше використання кисню та вуглекислого газу (Armstrong et al., 1994; Vartapetian et al., 1970). Це ви-

являється у видовженні стебел, черешків і пластинок листка (Voesenek et al., 2003), формуванні та видовженні аеренхіми в стеблі та коренях (Visser et al., 1996; Jackson, Armstrong, 1999), змінах форми та площі листків, структури їхнього епідермісу. Вихід і розповсюдження водних рослин на суходолі, і навпаки, спричиняє реадаптацію до змінених умов існування як у структурі самої рослини, так і її функціонуванні.

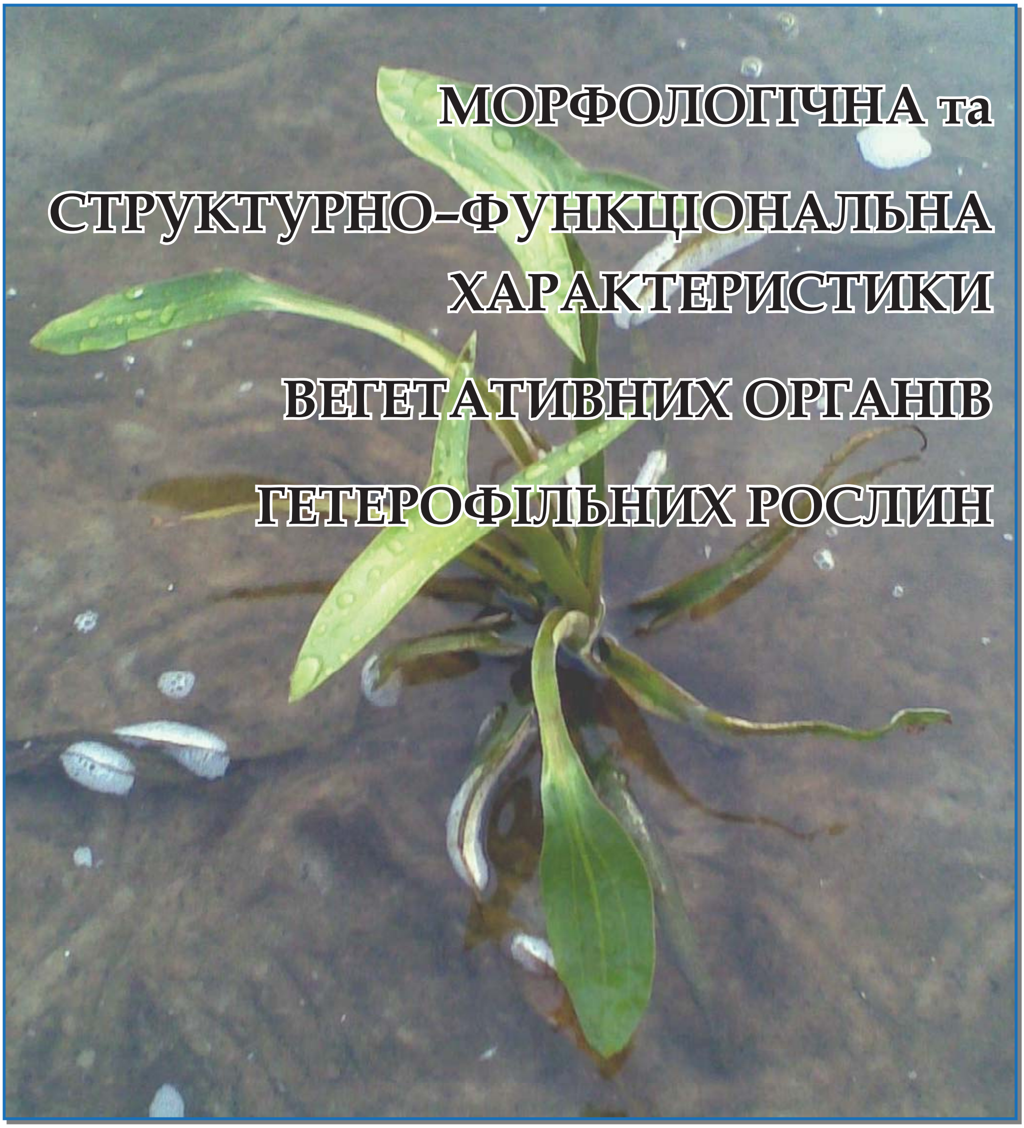
Фенотипічна мінливість відіграває важливу роль в адаптації організмів до умов оточуючого середовища. Особливий випадок мінливості форми листків – це гетерофілія у рослин. Досить висока пластичність органів спостерігається у вищих водних рослин, що проявляється саме в гетерофілії: у повітряних умовах (над водною поверхнею) листки округлі, товсті, тоді як листки, занурені у воду, стають видовженими чи розсіченими, тонкими, майже позбавленими продихів.

Гетерофілія характеризується анатомо–структурними відмінностями підводних і надводних органів і змінами у їхньому функціонуванні, а саме:

- змінами форми, площі та структури листкової пластинки;
- перебудовами ультраструктури клітин листка та стебла, слабкорозвиненими механічними тканинами;
- наявністю хлоропластів у епідермісі підводних листків;
- змінами в дифузії газів (O_2 та CO_2);
- відсутністю чи редукцією продихів у підводних листків;
- формуванням спеціалізованих коренів, які призначені для забору кисню та підтримки рослини (пір’євидні корені, часто без кореневих волосків);
- змінами фітогормонального балансу;
- прискоренням фотосинтезу;
- змінами на молекулярно–генетичному рівні.

У монографії основна увага приділена структурно–функціональним відмінностям та особливостям підводних і надводних листків гетерофільних рослин, а також клітинним механізмам, які задіяні у прояві гетерофілії і допомагають рослині нормально функціонувати як у воді, так і над водою.

РОЗДІЛ ПЕРШИЙ



1.1. ВИДИ РОСЛИН, У ЯКИХ ПРОЯВЛЯЄТЬСЯ ГЕТЕРОФІЛІЯ

Гетерофілія, як вияв зміни морфогенезу, зокрема, форми листків, описана в багатьох видів водних і суходільних рослин. Перші описи гетерофілії рослин зроблені німецькими і російськими ботаніками (Arber, 1920; 2008; Goebel, 1900; цит. за: Arber, 2008; Заленский, 1918). Гетерофілія властива видам багатьох родин однодольних і дводольних. Досить часто об'єктом дослідження гетерофілії є вищі водні рослини, в яких є підводні, надводні та/або плаваючі листки (Arber, 2008; Cook, Johnson, 1968; Sculthorpe, 1967; Hutchinson, 1975). Існування таких рослин відбувається при різкій зміні мікрооточення – повітря та вода, які є контрастними умовами існування (Maberly, Spence 1989; Denny 1993). С. Кок і М. Джонсон (Cook, Johnson, 1968) показали, що певні популяції водних рослин характеризуються значною гетерофілією. У суходільних рослин гетерофілія спостерігається як під час росту вегетативного пагона, так і при формуванні квітконосного пагона (Сацыперова, 1984; Наумов, 2009; Givnish, 1987; Givnish et al., 1994). У Новій Зеландії біля 230 суходільних видів рослин є гетерофільними, тобто біля 10% всіх видів (Wardle, 1991).

Наводимо приклади гетерофільних видів суходільних і вищих водних рослин, які трапляються найчастіше*:

- Родина *Alismataceae*: *Sagittaria sagittifolia* L.; *S. filiformis* J.G. Sm.; *S. platyphylla* (Engelm.) J.G. Sm.; *S. chilensis* Chamisso et Schlechtendal; *S. longirostra* (Micheli) J.G. Sm.; *S. montevidensis* Chamisso et Schlechtendal (Arber, 2008).
- Родина *Apiaceae*: *Eryngium planum* L., *E. campestre* L., *Apium graveolens* L., *Astrodaucus orientalis* (L.) Drude, *Conioselinum tataricum* Hoffm., *Petroselinum crispum* (Mill.) A.W. Hill., *Anthriscus cerefolium* (L.) Hoffm., *Pastinaca sativa* L. (Наумов, 2009); *Oenanthe phellandrium* L.; *Sium latifolium* L., *S. sisaroideum* DC. (Петрова, Барыкина, 2005; Arber, 2008).
- Родина *Asteraceae*: *Senecio lautus* G. Forst, K.Willd. (Wardle, 2002; Burns, 2005).

* Визначення родин проводили відповідно до Nomenclatural Checklist (Mosyakin, Fedoronchuk, 1999)

- Родина *Callitrichaceae*: *Callitriche polymorpha* Lönnr. (Wordell Filho et al., 2006; Arber, 2008).
- Родина *Celastraceae*: *Celastrus orbiculatus* (Thonb) (Arber, 2008).
- Родина *Campanulaceae*: *Campanula rotundifolia* L. (Баранов, 2006).
- Родина *Cyperaceae*: *Scirpus lacustris* L. (Clevering, 1996; Arber, 2008).
- Родина *Dioncophyllaceae*: *Triphyophyllum peltatum* (Hutch. & Dalziel) Airy Shaw (Green et al., 1979; Albert et al., 1992; Bringmann et al., 2002).
- Родина *Haloragaceae*: *Myriophyllum triphyllum* Michx. (Maberly, Spence 1989; Denny 1993; Tsukaye , 2006); *M. proserpinacoides* Gill. ex Hook et Arn. (Goebel, 1891; Aiken, 1981; Arber, 2008).
- Родина *Hippuridaceae*: *Hippuris vulgaris* L. (Arber, 2008; Bodkin et al., 1980).
- Родина *Marsileaceae: Marsilea quadrifolia* L. (Bai-Ling Lin, 2002; Lin et al., 2007).
- Родина *Myrtaceae*: *Eucalyptus globulus* Labill. (Немирович–Данченко, 1981).
- Родина *Nymphaeaceae*: *Nuphar lutea* (L.) Smith.; *Nymphaea candida* C. Presl. (Davis, 1967; Kane, 1984); *Nuphar variegata* Engelm. ex Durand. (Padgett, 2007).
- Родина *Onagraceae*: *Ludwigia repens* C.I. Peng.; *L. palustris* L. Ell; *L. arcuata* Walter (Kuwabara et al., 2001; 2003; Petch, 1928; Fassett, 1957).
- Родина *Plantaginaceae*: *Littorella uniflora* Busby (Hostrup, Wiegleb, 1991; Robe, Griffiths, 1998).
- Родина *Polygonaceae*: *Polygonum amphibium* L. (Boeger , 1994; Arber, 2008); *P. spectabile* Mart (Boeger, 1994), *Rumex palustris* Smitt. (Mommer et al., 2005).
- Родина *Pontederiaceae*: *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms (Arber, 2008).
- Родина *Potamogetonaceae*: *Potamogeton natans* L.; *P. amphibium* L.; *P. fluitans* Roth. (Frost–Christen, Sand–Jensen, 1995; Arber, 2008); *P. perfoliatus* L.; *P. anguillantus* L., *P. malainus* L. (Iida et al., 2009); *P. alpinus* Balb.; *P. amplifolius* Tuck.; *P. epihydrus* Raf.; *P. nodosus* Poir.; *P. spirillus* L. (Les, Sherider, 1990).
- Родина *Ranunculaceae*: *Ranunculus diversifolius* (Gilb.) Min.; *R. sceleratus* L.; *R. heterophyllus* L.; *R. purschii* (L.) Richards; *R. palustris* L.**,** *R. auricomus L.* та *R. flammula* L. (Заленскій, 1918; Kane, 1984; Newman., Raven, 1993; Dalla Vecchia et al., 1995; Boeger, 1992; Флора УРСР, 1953).
- Родина *Scrophulariaceae*: *Ambulia hottonoides* L.; *Hydrotriche hottoniifolia* L. (Arber, 2008).
- Родина *Trapaceae*: *Trapa natans* L. (Arber, 2008).

1.2. ПОХОДЖЕННЯ ГЕТЕРОФІЛІЇ

Уявлення про виникнення гетерофілії у рослин неоднозначні. Є кілька точок зору щодо походження гетерофілії: еволюційне та екологічно-генетичне (це так звана пластична гіпотеза), які не є протилежними, а розглядаються на різних рівнях організації (філогенетичному, онтогенетичному, тканинному, клітинному і ін.). Розглянемо кожну з існуючих гіпотез.

Еволюційне походження гетерофілії базується на принципі, що гетерофілія у рослин виникла внаслідок конвергентної або паралельної еволюції, як відповідь на водне оточення (Bradshaw, 1965). Згідно з даними інших авторів (Cook, Johnson, 1968; Smith, Hake, 1992) дуже мало відомо про еволюційне походження гетерофільних рослин, тобто про умови, в яких виникає гетерофілійний габітус (Wells, Pigliucci, 2000). Вважають, що більшість водних таксонів належить до однодольних порівняно лише з кількома представниками дводольних гідрофітів. Повернення до водного існування у дводольних не виявлено (Wells, Pigliucci, 2000). За гіпотезою Дж. Хатчінсона пластичні гетерофільні види виникли з непластичних гетерофільних однодольних суходільних предків (Hutchinson, 1975; Goliber, Feldman, 1990) у процесі еволюції під час змін оточуючого середовища та клімату. І як вважає С.Л. Велс та М. Піглусі (Wells, Pigliucci, 2000), саме на це вказують численні експериментальні роботи, коли гідрофіти переносили в акваріуми, в яких створювалися умови виходу пагона з водного середовища.

А.Д. Бредшоу, вивчаючи еволюційне значення пластичності для рослин, відзначив, що численні родичі гетерофільних таксонів стали «слабкішими» до експресії пластичності за зміни форми листків. Він показав, що не всі види одного й того самого роду є гетерофільними. Так, серед однодольних роду *Potamogeton* є три гетерофільні види: *Potamogeton nodous, P. natans* і *P. polygonifolius*, тимчасом як інші види цього роду, зокрема *P. lucens* і *P. perfoliatus,* не є гетерофільними (Bradshaw, 1965). Подібні відмінності характерні й для видів роду *Juncuss.* Так, *J. heterophylla* – гетерофільний вид, а *J. obtusiflorus* – негетерофільний. Серед дводольних також не всі види певної родини мають ознаки гетерофілії:

1) *Callitriche intermedia* – гетерофільний вид,
   C. heterophylla – гетерофільний вид,
   C. stagnalis – негетерофільний вид,
2) *Proserpinaca intermedia* – гетерофільний вид,
   P. palustris – гетерофільний вид,
   P. pectinata – негетерофільний вид,

3) *Ranunculus aquatilis* – гетерофільний вид,
R. flabellaris – гетерофільний вид,
R. flammula – гетерофільний вид,
R. hederaceus – негетерофільний вид (Bradshaw, 1965).

Наявність певних філогенетичних зв'язків у гетерофільних і гомофільних видів [heterophyllous and homophyllous species (Iida et al., 2009)] роду *Potamogeton* також відмітили Д. Лес і Д. Шрейдер (Les, Sherider, 1990). Ці дослідники, вивчаючи сімнадцять Північно-Американських видів роду *Potamogeton (P. foliosus, P. pectinatus, P. perfoliatus, P. pusillus, P. richardsonii, P. robbinsii, P. crispus, P. vaseyi, P. zosterifolius, P. alpinus, P. amplifolius, P. epihydrus, P. gramineus, P. illinoensis, P. natans, P. nodosus, P. spirillus*), серед яких були гетерофільні й гомофільні види (перші дев'ять видів) (рис. 1.2.1), показали, що надводні й підводні листки гетерофільних видів рдесника сильно відрізняються за синтезом флавоноїдів. Тоді як вміст флавоноїдів у надводних листках гетерофільних видів був подібний до вмісту у гомофільних видів рдеста.

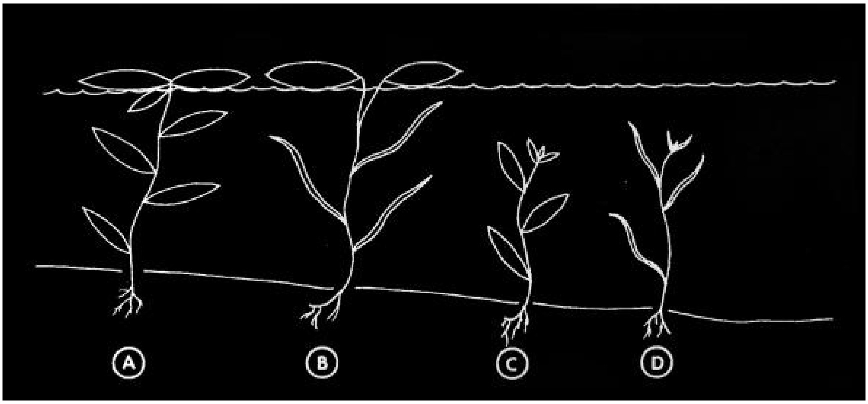


Рис. 1.2.1. Основні морфологічні типи *Potamogeton.* **А** – гомофільний вид, у якого підводні й плаваючі листки за формою подібні (ланцетоподібні); **B** – гетерофільний вид, у якого підводні лінійні листки відрізняються від ланцетоподібних плаваючих листків; **C** – вид гомофільний, із широкими ланцетоподібними видовженими підводними листками; **D** – вид гомофільний, із лінійними видовженими підводними листками (Les, Sherider, 1990)

Дослідники визначили наявність у плаваючих листках гетерофільних видів *Potamogeton* наступних фенольних речовин: лютеоліну, 7–OCH_3 лютеноліну, апігенін 6–С–глюкозиду, арігенін 7–О–глюкоуроніду, лютеолін 7–О–глюкозиду, лютеолін 6–С–глюкозиду, хризоеріол 6–С–глюкозиду,

лютеолін 7–О–глюкоуроніду, апігеніну й хризоеріолу. У підводних листках перші шість глюкозидів були відсутні, тоді як сьомий глюкозид – лютеолін 7–О–глюкоуронід, виявили як у підводних листках, так і в черешках і пластинках надводних листків. Авторами показано, що в гомофільних видів, для яких характерні широкі підводні листки, набір фенолів є ближчим до такого в надводних листків гетерофільних видів. Аналіз цих речовин показав наявність філогенетичних зв'язків у цього роду незалежно від морфологічних і хромосомних результатів. Глікофлавони, які виявлені в надводних листках, очевидно, є не тільки фільтрами ультрафіолетової радіації (McClure, 1975), а й метаболітами, синтез яких можна віднести до адаптивного механізму на функціональному рівні при прояві гетерофілії. Інгібування синтезу глікофлавонів підводними листками гетерофільних видів *Potamogeton*, а також і лінійними листками в гомофільних видів *Potamogeton*, очевидно, є наслідком зниження УФ радіації у воді, яка абсорбує її промені. На основі визначення й розподілу дев'яти вище зазначених флавоноїдів автори прийшли до висновку, що гетерофільні види це цілісна група рослин; тоді як гомофільні види (із широкими овальновидовженими листками) за хімічними ознаками більш подібні до плаваючих (овальновидовжених) листків гетерофільних листків, що було представлено ними схематично (рис. 1.2.2) (Les, Sherider, 1990).

Крім цього, автори представили еволюційні зв'язки між різними морфологічними групами видів роду *Potamogeton* (рис. 1.2.3). Ці дані забезпечують пряму підтримку ранніх гіпотез, згідно яких флавоноїди відіграли суттєву роль в еволюційному розвитку при завоюванні рослинами суходільного габітусу (Miller, 1974; McClure, 1975).

Згідно C. Iida і співав. (2004, 2006), ген хлоропласта *rbcL*, який кодує каталітичну субодиницю Рубіско, залучений у позитивний відбір більшості наземних рослин. Дослідження адаптивного еволюційного процесу, який зв'язаний із гетерофілією чи гомофілією, дало можливість проаналізувати позитивний відбір послідовностей гена *rbcL* у екологічно різних водних рослин Японії, а саме у видів роду *Potamogeton,* які є досить різноманітними за морфологією й ростовими показниками (Wiegleb, 1988). Автори прийшли до висновку, що гомофілія у видів цього роду є спадковою, а гетерофілія, яка передається спадково, можливо, існує, як паралельна еволюція (Iida et al., 2004; 2006). Продовжуючи вивчати взаємодію генотипу й оточуючого середовища в прояві гетерофілії у численних видів роду *Potamogeton*, серед яких були і природні гібриди, що зростали в Японії, ці дослідники протестували амінокислотний склад гена *rbcL* у гетерофільних і гомофільних видів рдесника, використовуючи філогенетичний аналіз та аналіз кодона (Iida et al., 2009). Три гени (*rbcL, atpB, petA)* були послідовно

секвеновані із 18 видів роду *Potamogeton.* Усі нуклеотидні послідовності визначали за даними GenBank. Згідно з даними попередніх праць, філогенетичні дерева, засновані на окремих хлоропластих генах, сумісні (Iida et al., 2004).

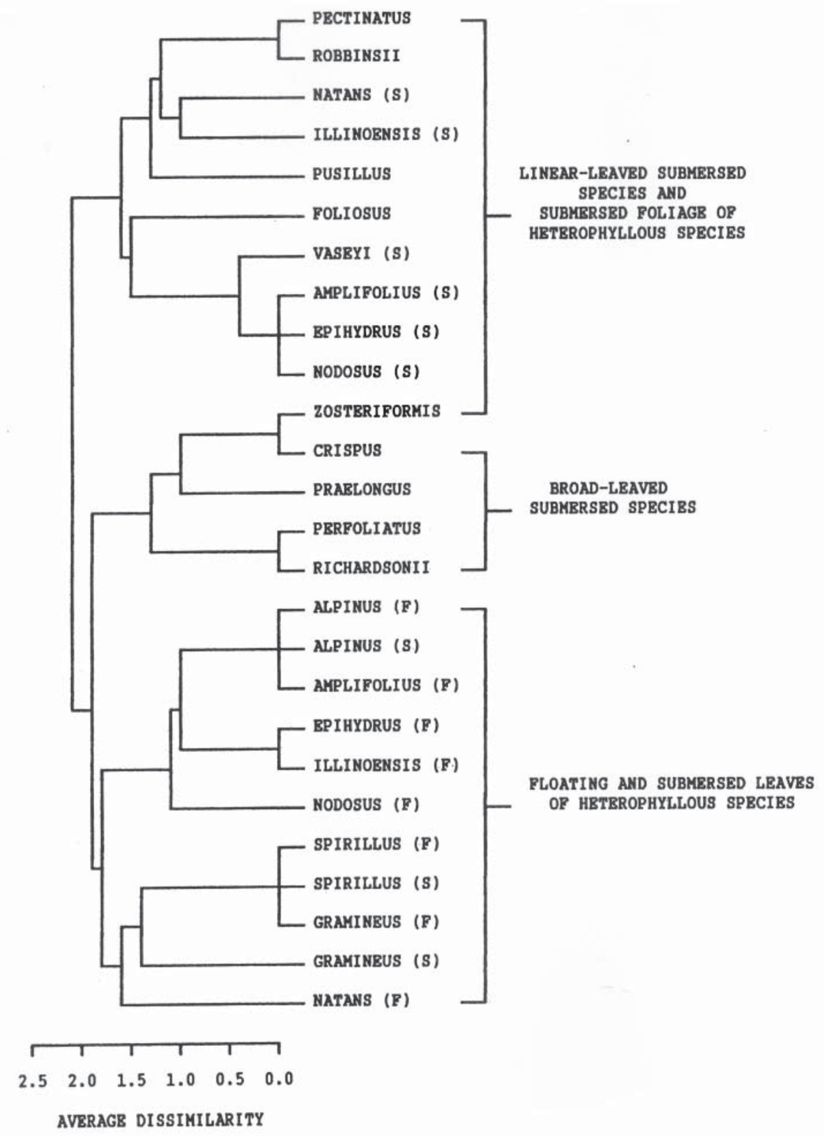


Рис. 1.2.2. UPGMA дендрограма евклівдовських відстаней, які відповідають біохімічним даним, отриманим за флавоноїдними ознаками на 17 видах роду *Potamogeton*. Позначення: **F** – дані по плаваючим листкам, **S** - дані по підводним листкам (Les, Sherider, 1990).

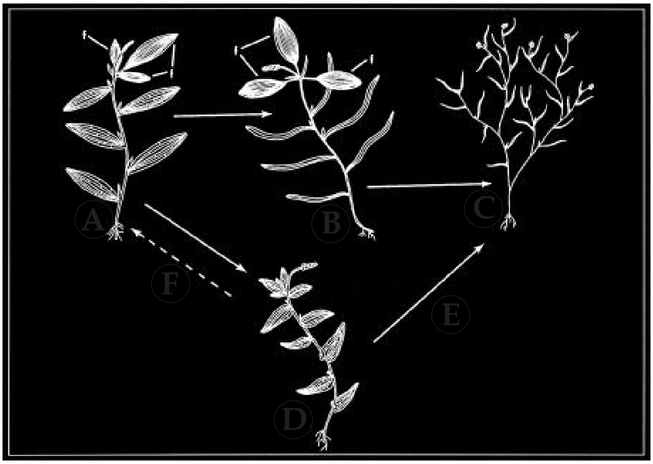


Рис. 1.2.3. Гіпотетичні зміни морфологічних і біохімічних ознак у процесі еволюції видів роду *Potamogeton.* **A** – нечітка гетерофілія й відмінності по флавоноїдам характеризують предків *Potamogeton* (наприклад, у *P. alpines*); **B** – морфологічна і біохімічна спеціалізація призвела до чіткої гетерофілії із редукцією флавоноїдів в підводних листках (наприклад, у *P. epihydrus*); **C** – гомофільні види із лінійними листками, в яких вміст флавоноїдів знижений (наприклад, у *P. foliosus*), можуть походити від гетерофільних предків шляхом втрати плаваючих листків; **D** – гомофільні види із ланцетоподібними листками із різним вмістом флавоноїдів (наприклад, у *P. richardsonii*) можуть походити від гетерофільних предків, які втратили плаваючі листки; **E** - гомофільні види із лінійними листками, очевидно, виникли із гомофільних видів (з ланцетоподібними листками) шляхом морфологічної спеціалізації і зниженням синтезу флавоноїдів; **F** – почергово широколистяні (із ланцетоподібними листками) гомофільні види були предками гетерофільних видів шляхом морфологічної спеціалізації плаваючих і підводних листків. Позначення: **f** - плаваючі листки (Les, Sherider, 1990)

Дослідники (Iida et al., 2009) скомбінували дані по чотирьох генах (*1349 rbcL, 1467 atpB, 918 petA, 660 trnT-trnL)* і отримали філогенетичне дерево *Potamogeton* за хлоропластною ДНК (це – *cpDNA tree*; рис. 1.2.4; див. вставку I).

Головне галуження в цьому філогенетичному ДНК-дереві адекватне такому, яке це описано в попередній роботі при вивченні міжгенної заміни (підставки *trnT-trnL*) (Iida et al., 2004). Японські види *Potamogeton* були виділені в групу Ш, із широкими підводними листками, а в групі П – були види з лінійними підводними листками. А пізніше вони були розділені на дві підгрупи П *а* й П *б* (рис. 1.2.4). Додатково було ідентифіковано нове бокове галуження, як група із кількох видів (рис. 1.2.4). Перевірку гіпотези позитивного відбору в гена *rbcL* перевіряли на співпаданні послідовностей у гена *Potamogeton rbcL,* базуючись на cpDNA–дереві. Авторами вста-

новлено розподіл 12 змінних амінокислотних сайтів у гені *RbcLs* у гетерофільних і гомофільних видів із роду *Potamogeton* і у початкових (вихідних) видів (таблиця 1.2.1). Амінокислотні заміни при 225 і 281 залишках були ідентифіковані, як потенціальні залишки при позитивному відборі. Найбільші заміни відбувалися на термінальних галуженнях філогенетичного дерева, у порівнянні з основою (рис. 1.2.4; див. вставку I).

Заміна залишка 225 (Ile^{225} → Leu^{225}, та обмін у кодоні ATT → CTT) відбувалася двічі: перший раз у підгрупі Ia, а потім – у підгрупі IIa. Тоді як залишок 281 замінювався п’ять разів: тричі відбувалися паралельні заміни Ser^{281} → Ala^{281} (TCT → GCT), і двічі Ala^{281} → Ser^{281} (GCT → RTCT). Численні амінокислотні заміни в *Potamogeton* відбуваються між субодиницями та біля активних сайтів. Сім амінокислот (76, 230, 245, 249, 279, 282, 309) були локалізовані на поверхні молекули *RbcL*. Дві з них (76 і 230) були на ітерфейсі між *RbcL* і *RbcS*, тоді як п’ять амінокислот (245, 249, 279, 282 і 309) розміщувалися на інтерфейсі димера *RbcL*. Останні чотири амінокислоти (101, 225, 281 і 328) були заглиблені в молекулу. Залишок 270 локалізувався біля молекули, хоча він не повністю був у неї занурений. Тоді як залишки 270 і 328 розміщувалися в субстрат–зв’язуючих зонах і були закриті активними сайтами (Arg^{295}, His^{298} і His^{327}) (Knight et al., 1990). Тобто проведений молекулярно-еволюційний аналіз показав, що ген *rbcL* у видів роду *Potamogeton* залучений до позитивного відбору (таблиця 1.2.1).

ТАБЛИЦЯ 1.2.1. **Сайти заміни амінокислот в гені *RbcL* у 18 видів *Potamogeton* і *Stuckenia pectinata*** (Iida et al., 2009)

Вид / ознака	Амінокислотний сайт											
	76	101	225	230	245	249	270	279	281	282	309	328
P. crispus (–[a])	S	V	I	A	G	E	L	T	S	H	M	S
P. maackianus (–[a])	S	V	I	A	G	D	L	S	A	H	M	S
P. gramineus (++)	N	V	L	G	G	E	L	S	A	H	M	S
P. dentatus (–)	N	V	L	G	G	E	L	S	S	H	M	S
P. distinctus (++)	S	V	I	A	G	E	L	S	A	H	M	A
P. malaianus (++)	S	V	I	A	A	E	L	S	A	H	M	A
P. perfoliatus (–[a])	S	V	I	A	G	E	I	S	A	H	M	S
P.alpinus (+), *P. cristatus* (+)	S	V	I	A	G	E	L	S	A	H	M	S
P. fryeri (++), *P. natans* (++)	S	V	L	A	G	E	L	S	A	N	M	S

Продовження табл. 1.2.1

Вид / ознака	Амінокислотний сайт											
	76	**101**	**225**	**230**	**245**	**249**	**270**	**279**	**281**	**282**	**309**	**328**
P. praelongus (–), *P. oxyphyllus*, *P. octandrus* (+)	S	V	I	A	G	E	L	S	S	H	M	S
P. compressus (–), *P. obtusifolius* (–), *P. panormitanus* (–[a]), *P. pusillus* (–)	S	I	I	A	A	E	L	S	S	H	I	S
Stuckenia pectinata (–[a])	S	V	I	A	A	E	L	S	S	H	M	S
Структуна особливість [b]	S	V	I	A	G	E	L	S	S	Y	M	S
Достовірність, $\omega \geq 1^{c}$:	I	c	c	i	D	D	*c	D	c	D	D	*c
Сайт-специфічна модель (M8)	.51	.38	.86	.48	.85	.32	.49	.48	**1.0**	.86	.43	.38
Сайт-розгалужуюча модель (ω_2: гетерофілія)	.73	.02	.98	.74	.29	.02	.72	.03	**.98**	.29	.02	.68

Позначення: (–[a]) кількість зв'язків гену *RbcL* гомофільного виду рдесника (з підводними листками) із амінокислотними сайтами гену *RbcL* у шпината; (+) кількість зв'язків гену *RbcL* гетерофільного виду рдесника (з підводними і плаваючими листками) із амінокислотними сайтами гену *RbcL* у шпината;

(–) кількість зв'язків гену *RbcL* гетерофільного виду рдесника (з підводними, плаваючими і суходільними листками) із амінокислотними сайтами гену *RbcL* у шпината.

а – види, які зростали в солончаковій воді; **b*** - залишки, які були закриті для активних центрів.

С – залишки, які були заглиблені у внутрішню частину *RbcL*, D – залишки на поверхні димеру *RbcL*; **і** – залишки між поверхнями двох генів *RbcL* і *RbcS*

Із дванадцяти амінокислотних сайтів два сайти (225 і 281) привели до позитивної селекції; а заміна на сайті 281 ініціює різні філогенетичні покоління в гетерофільних і гомофільних видів (рис. 1.2.4; див. вставку I). Таким чином, було встановлено, що еволюція екологічної дивергенції (роз-

ходження) у японського виду *Potamogeton* залучена в молекулярну адаптацію гена *rbcL* (Iida et al., 2009).

Згідно з результатами досліджень М.А. Гебера та ін. (Geber et al., 1992) втрата варіацій пластичності виду в гетерогенних умовах його існування допускає невеликі генетичні варіації в ознаках. Очевидно, це є виявом певної фенотипічної пластичності як у водних, так і суходільних рослин, а не результатом стабілізації добору (Cook, Johnson, 1968; Winn, 1999). Втрата певних ознак морфологічної пластичності гомофільними видами ставить перед дослідниками ряд запитань:

- Чому це відбувається в певних видів?
- Чи рівень регуляції в рослинних популяціях гідрофітів до флуктуацій у водному середовищі, які призводять до вияву ознак гетерофілії, є вищим, ніж рівень регуляції в суходільних популяціях, які за умов затоплення зростають у воді?
- Що є показником еволюції гетерофільних таксонів, коли їхнє філогенетичне походження розглядається разом зі змінами навколишнього середовища?

Ці питання потребують відповідей, а отже об'єднання зусиль флористів, ботаніків, систематиків, екологів й генетиків для висунення чіткої концепції походження гетерофільних видів.

Екологічна теорія походження гетерофільних рослин допускає, що популяція, яка зростає за значних змінах рівня води характеризується більшою пластичністю морфології листків порівняно з популяціями, що не зазнають дії таких змін. Мінливість морфології листків зменшується при зниженні рівня води, що прямо корелює з теорією адаптивної пластичності, згідно якої структурно–функціональна пластичність виявляється лише за певних умов оточуючого середовища (Levene, 1953; Schlichting, Pigliucci, 1995; Schlichting, Pigliucci, 1998). Коли ж спостерігається втрата пластичності в популяції за більш однорідних природних умов, то незважаючи на це, у такої популяції все ж лишається здатність до прояву гетерофілії (Wells, Pigliucci, 2000).

Так, для видів роду *Nuphar* (*Nymphaeaceae*) характерне утворення перших повітряних (надводних) листків, які нагадують їхню підводну форму; це спостерігається у рослин, які зростають як при обмілінні (на суходолі), так і у воді. У видів *Nuphar* спочатку утворюються недозрілі листки, такими вони лишаються протягом кількох років; за зовнішнім виглядом ці листки нагадують молоді примордії, що розміщуються вздовж горизонтально розміщеного стебла (Cutter, 1957). Такі листки розвиваються кожного року на кореневищі, виявляючи непластичний онтогенез (Aydelotte, Diggle 1997; Diggle 1997, *a, b*; Wells, Pigliucci, 2000).

Фундаментальні відмінності між більш лабільними видами, які належать до пластичних гетерофільних гідрофітів, та видами, незалежними від зміни умов довкілля (суходіл ↔ вода), очевидно, розкриваються в концепції реверсивності (оборотності). Десятки здійснених досліджень по вивченню гетерофілії у вищих водних рослин дали змогу виявити, що їхні підводні листки, як і повітряні, формуються на одному паростку, у разі затоплення – занурені у воду листки стають подібними до підводних (Cook, 1969; Bodkin et al., 1980; Bruni et al., 1996). Це було також доведено й експериментальними роботами при зміні умов зростання гідрофітів (Goliber, Feldman 1990; Bruni et al., 1996).

Варіабельність форми листків у суходільних рослин може спостерігатися в наступних ситуаціях: 1) у разі прискореного переходу від ювенільної фази розвитку листка до зрілої; 2) у разі зміни вегетативної фази на репродуктивну; 3) коли в багаторічних рослин ранні листки формуються в попередньому сезоні, а пізніші – в наступному (Eckenwalder, 1980; Webb, 1984; Christodoulakis, 1989; Christodoulakis et al, 1990); 4) при утворенні ювенільних листків уздовж осі латерального пагона (Ashby, 1948, *a*, *b*). Зміна ж форми листків у водних рослин залежить, як від зміни екзогенних (вода ↔ повітря, вміст газів, освітленість, температура, фотоперіод), так і від ендогенних факторів.

Різна форма листків у гетерофільних рослин – це вияв гетеробластного розвитку, коли ювенільні стебла й пагони відрізняється від стебел і пагонів, що закінчили свій ріст за кількома критеріями (Allsopp, 1967). Ювенільна фаза листків є меншою і простішою, ніж доросла, а, крім того, може відрізнятися й за морфоструктурними ознаками. Наприклад, ювенільні листки кукурудзи значно коротші й вужчі, ніж дорослі, але вони мають епікутикулярний віск і волоски, які відсутні в дорослих листків (Poethig, 1997). Хоча ювенільні листки спочатку затримуються в рості на відміну від розвинутих листків, але порівняння розвитку двох форм листків у кількох видів показало, що примордій ювенільного листка звичайно менший і його морфологія відрізняється від примордію дорослого листа. Перехід від ювенільної до дорослої фази розвитку стебла також маркується трансформацією апікальної меристеми пагона (Abbe et al., 1941; Stein, Fosket, 1969; Kaplan, 1973; Franck, 1976; Greyson et al.,1982). Проте кореляція між розмірами меристеми та листка спостерігається не завжди й не є універсальною в разі вияву гетеробластного розвитку. Наприклад, у *Muehlenbeckia plafyclados* перехід від ювенільної до зрілої фази розвитку листка супроводжується збільшенням зони меристеми, тоді як зрілі листки мають малу зону меристеми (Bruck, Kaplan, 1980).

На органному та клітинному рівнях, згідно з теоретичними уявленнями Е. Синноти (Sinnot, 1940; Синнот, 1963), форма листкової пластин-

ки є кінцевим продуктом зміни трьох компонентів: форми примордію, кількості та розподілу клітинних поділів і кількості та розподілу клітин, які розтягуються. Кожен із цих компонентів може залежати як від спадковості, так і від фізичних факторів оточуючого середовища (Ashby, 1948, *a*; 1948, *b*). Наприклад, зв'язок між цими трьома компонентами під час розвитку листків у *Gossypium sp.*, який мав мутацію *okra,* описаний ще у 1941 р. (Hamrnond, 1941). Листки мутантів були довшими й мали глибші пазухи між дольками (лопатями) листків порівняно із такими в листках дикого типу *Gossypium*. Крім того, у мутантів листкові примордії були значно вужчими, ніж у листків дикого типу, їхні листки також були довшими, що було спричинено збільшенням кількості клітинних поділів повздовж листка. Три компоненти, які описав Е. Синнот, не завжди взаємодіють зі зміною форм листка. На листках *Cyamopsis tetragonoloba*, що розвивалися, виявлені зміни клітинного поділу та розтягування по периферії пластинки, що корелювали зі збільшенням або зниженням листкових дольок у трилистих і листках з цілісною пластинкою (Sparks, Postlethwait, 1967, *a*; 1967, *b*). Підкреслимо, що примордії цілісного та складного листків не відрізнялися на ранній стадії розвитку. У трилистих листках клітинний поділ у «кишенях» базипетального краю відрізнявся від такого в цілісних листках, а саме, поділ відставав, що призводило до утворення глибоких листкових дольок; у ціліс ного ж листка клітинний поділ не припинявся, і утворення заокруглених дольок не відбувалося, а утворювався листок з цілісною пластинкою.

На противагу цьому, в іншого виду, *Callitriche intermedia,* який є гетерофілом (утворює овальні листки над водою та видовжені паскоподібні листки у воді), встановлено, що форма листка значно менше відрізнялась при дослідженні поділу та розтягування клітин; дослідники спостерігали формування лише видовжених дольок у разі утворення паскоподібних листків (Deschamp, Cook, 1983).

Регуляція форми листка може відбуватись й на рівні однієї клітини або органа, або ж шляхом комплексних процесів на обох рівнях – клітини та органа. Ідея, стосовно того, що органогенез керується на рівні клітини, подана в «клітинній теорії» – за аналогією з клітинною теорією, розробленою для тваринних організмів (Jacobs, 1997). З погляду на таку перспективу, форма органів рослин залежить від меристематичних клітин, які діляться, а потім розтягуються до утворення кінцевої морфоструктури.

На противагу цій теорії є «теорія організму» (Kaplan, Hagemann, 1991; Kaplan, 1992), згідно з якою розтягування органу регулюється на надклітинному рівні, можливо, завдяки вияву фізичного натягу через примордії або ж через весь орган, який формується (Francis, 1998).

Порівняння морфогенезу звужених сім'ядолей мутанта *Arabidopsis thaliana* L. Heynh із широкими сім'ядолями дикого типу цієї рослини, показало, що форма органа обумовлена лише регуляцією клітинного розтягування, а не поділом клітин (Tsukaya et al., 1994). Очевидно є сенс як у першій, так і в другій теорії (клітинній та організменній); згідно з чим у меристемі відбувається певне роз'єднання поділу та розтягування клітин. Зауважимо, що головна роль відводиться клітинам епідермісу, які утворюються з першого шару апікальної меристеми пагона–стебла. Дані, отримані на мутантах, подібних до мутантів *okra* в рослин роду *Gossypium,* показали, що саме зміна форми листка відбувається тоді, коли експресія має місце лише в першому епідермальному шарі (Hamrnond, 1941; Dolan, Poethig, 1991; Poethig, 1997). Встановлено, що на найбільш ранніх етапах розвитку, примордії підводних і надводних листків (у *Callitriche heterophylla* та *Proserpinaca palustris*) не відрізняються доти, поки їхній розмір по довгій осі не досягне 350-400 мкм (Burns, 2005; Deschamp, Cook. 1983). І лише після цього морфологія повітряних і водних листків корелює зі збільшенням частоти клітинного поділу в епідермісі: у водних листків клітинний поділ був частішим у лобових дольках порівняно з пазушними зонами, тимчасом як у повітряних листках подібна кореляція клітинного поділу по поверхні листка не відмічена (Schmidt, Millington, 1968; Deschamp, Cook. 1983).

Подальше вивчення походження гетерофілії у водних і суходільних рослин може бути направлено на визначення критичних факторів, які обумовлюють прояв гетерофілії в рослині, і механізмів адаптації її онтогенезу у варіабільному середовищі, починаючи від сприйняття зовнішнього сигналу, його передачі, й відповіді рослини на сигнал на всіх рівнях організації (починаючи з молекулярного і клітинного й закінчуючи як видовим, так і популяційним), подібно до такого, який був запропонований видатним ботаніком Єлізаветою Кордюм при вивченні адаптації рослин до дії зовнішніх чинників (Кордюм, 2003, а).

1.3. ФОРМА ЛИСТКІВ ГЕТЕРОФІЛЬНИХ РОСЛИН

У вищих водних гетерофільних рослин підводні та надводні листки мають різну форму. Форму листків ми описували згідно морфологічного опису листків за А.Л. Федоровим та співав. (1956). Умовно ми поділили підводні листки на три типи: розсічені, лінійні (видовжені) і округлі. Розсічений (непарнопірчасті) тип листкових пластинок трапляється в *Sium latifolium*, *Proserpinaca palustris* (Schmidt, Millington, 1968), *Myriophyllum sp., Trapa natans, Potamogeton sp*. (Frost-Christensen, Sand-Jensen, 1995; Arber, 2008). Підводні лінійні листки характерні для всіх видів стрілолиста (*Sagittaria sp*.) (Arber, 2008), овальні чи округлі придонні з дуже коротким черешком – у видів родини *Nymphaeaceae* (Лататтєві): глечики *Nuphar lutea*, латаття сніжнобіле *Nymphaea candida, N. adorata* Aiton та ін. (Kane, 1984; Villani, Etnier, 2008). Розсічена та сильно видовжена форма підводних листків допомагає протистояти опору та тиску води як у стоячій воді, так і в річках при течії та дії хвиль (Tsukaya, 2006).

Одним із прикладів підводних розсічених листків є листки багаторічника *Sium latifolium* (*Umbrelliferaceae*), у якого навесні (у травні) листки за формою та розміщенням на стеблі дуже різняться (рис. 1.3.1, див. вставку II). Підводні листки повністю занурені у воду, двічі- (або тричіпірчасторозсічені з ниткоподібними частками (рис. 1.3.1, *а*). Листкові пластинки підводних листків складалися з 6–8 парних часток та однієї непарної; середній розмір довгої осі листкової пластинки – 10–12, короткої – 7–9 см; середній розмір ширини листкових часток коливався від 0,8 до 3 мм. Довжина черешка залежала від глибини зростання, і коливалась від 8 до 13 см.

Листки другого порядку *S. latifolium* за формою подібні до підводних; черешки цих листків занурені у воду, а пластинки – над водою. Листки складаються із 7–8 парних та однієї непарної листкових часток, які удвічі ширші за частки листків першого порядку (рис. 1.3.1, *б*). Довжина черешка в листків другого порядку коливалась від 10 до 20 см.

Листки третього й четвертого порядку *S. latifolium* – надводні, середній розмір пластинок більший, ніж у підводних листків. Довга вісь листка коливалась від 16 до 18 см, коротка – 10–14 см; довжина черешків коливалась від 15 до 19 см. Надводні листки пірчасторозсічені, їхні частки 4–6–парні, овальні (нерівнобокі біля основи) дрібногостропильчасті (Недуха, 2010, *а*). Розмір довгої осі листкових часток змінювався від 5 до 7 см, короткої – від 2 до 2,6 см. *Sium latifolium* – багаторічники з повзучими підземними пагонами. Зубці чашечки малопомітні. Пелюстки білі. Плід

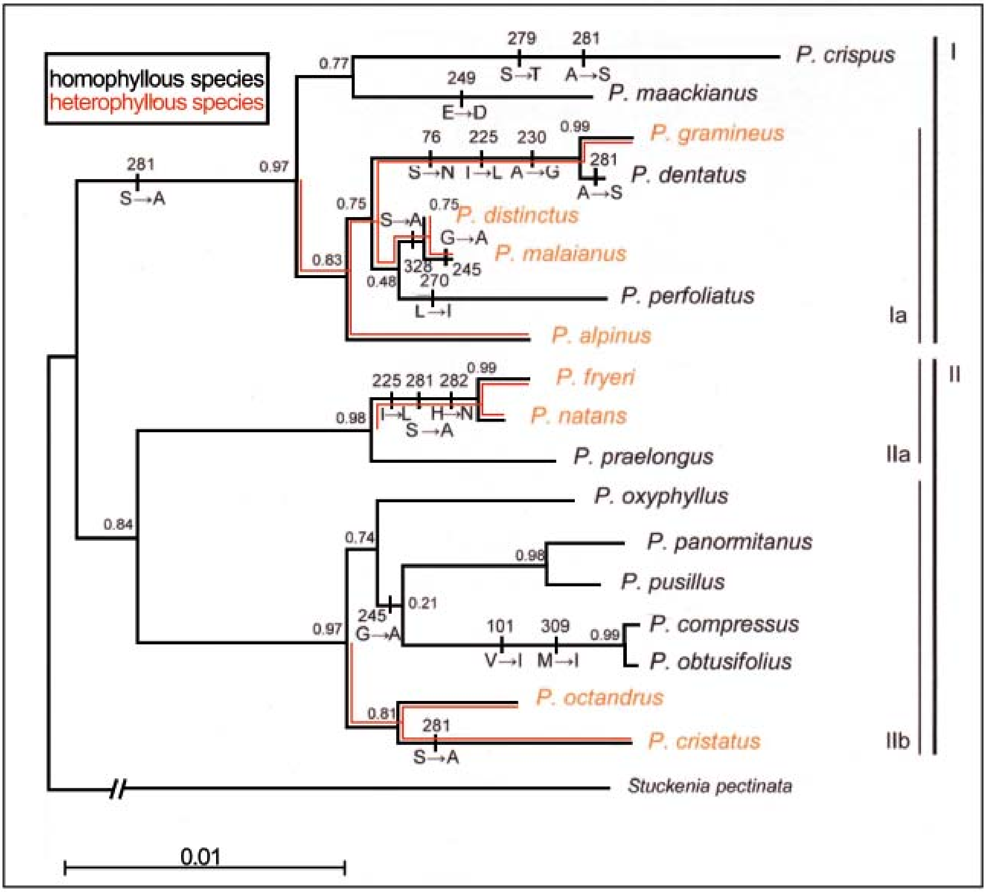


Рис. 1.2.4. Філогенетичне ***cpDNA*** дерево роду ***Potamogeton***, реконструйоване на базі даних комбінації 4394-bp хлоропластної ДНК. Виміри вказують на підтримку галужень (Anisimova, Gascuel, 2006). Заміни амінокислотних залишків у гені ***RbcL*** реконструйовано на моделі підстановки кодону (M8). Галуження, які вказані оранжевим кольором – це три гетерофільні лінії; галуження, що вказані чорним кольором – це гомофільні лінії видів роду ***Potamogeton*** (Iida et al., 2009)

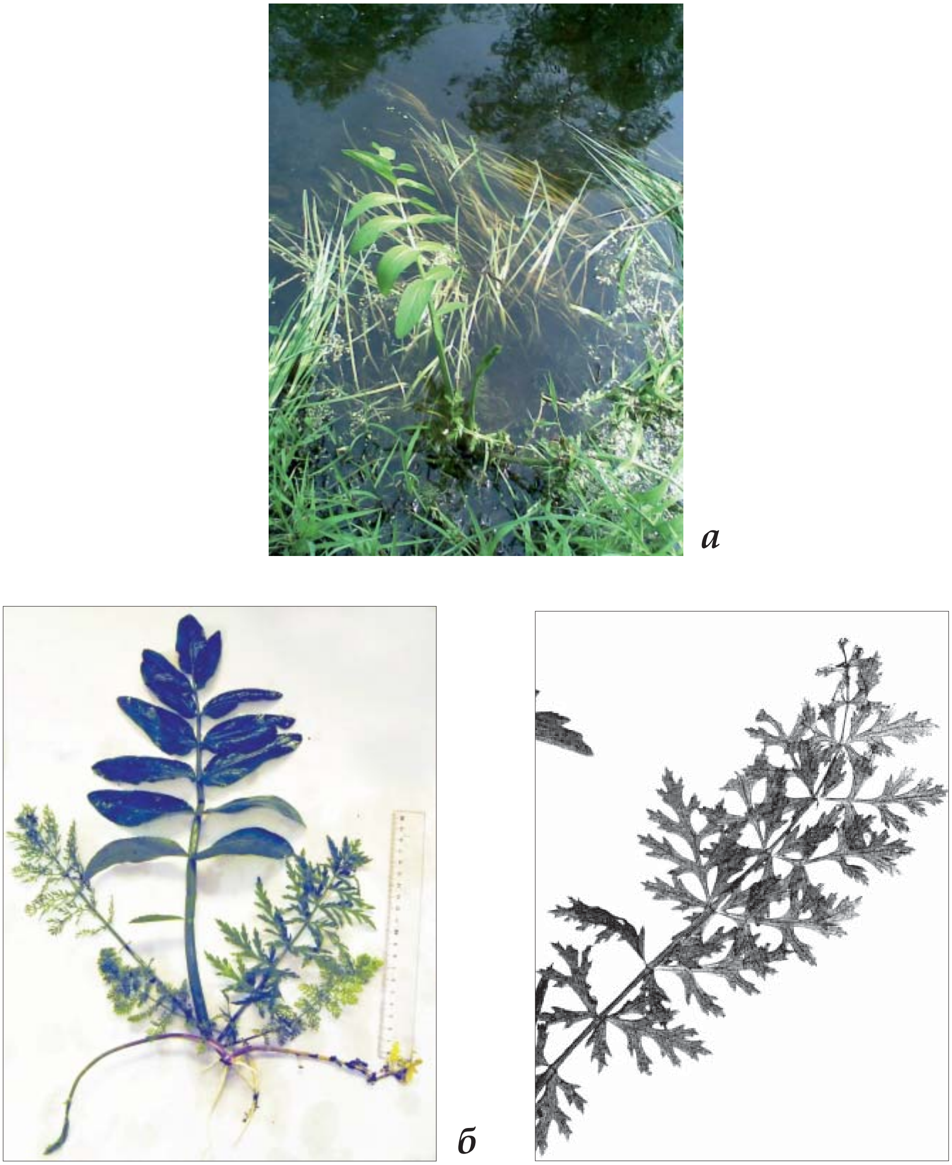


Рис. 1.3.1. Загальний вигляд листків гетерофільних повітряно–водних рослин ***Sium latifolium* *(а–в)***. Підводні листки тричіпірчасторозсічені ***(б)***. Листки другого порядку, черешок яких був у воді, а пластинка - над водою також мали двічіпірчасторозсічену форму ***(в)***, їх частки більшого розміру, ніж частки підводних листків. Надводні листки ***(а – б)*** непарнопірчастсторозсічені, їхні частки мали овальну форму. Матеріал зібрано у травні 2007 р. (Конча-Заспа, під Києвом)

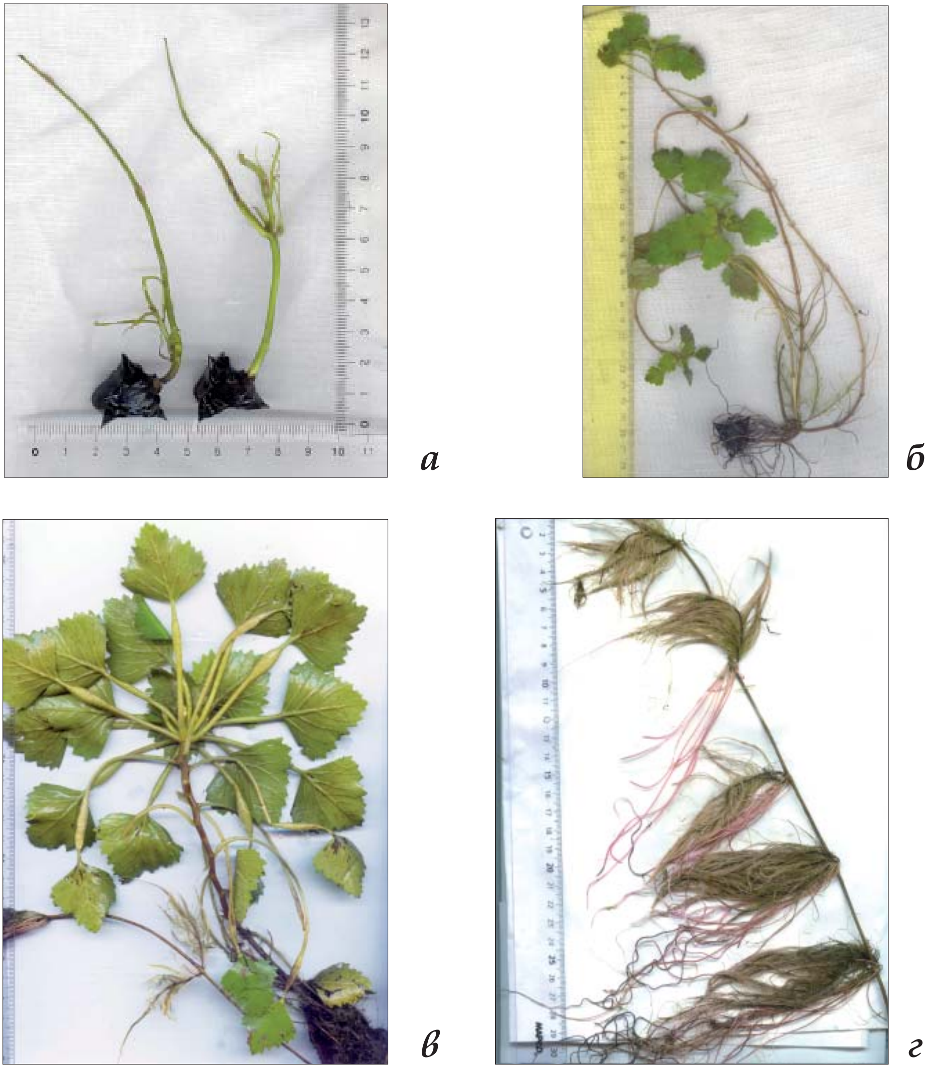


Рис. 1.3.2.* *Trapa natans характеризується двома формами підводних листків [(лінійні ***(а)*** і розсічені ***(б–г)***] і рівномірно трикутними плаваючими листками (***б*** і ***в***). При проростанні плодів на підводному пагоні спочатку утворюються 4–5 лінійних листка ***(а)***. Коли пагін із розеткою надводних листків виходить на водну поверхню, на підводному пагоні формуються розсічені підводні листки ***(б, в)***, які з часом сильно збільшуються в розмірі ***(г)***. Черешки плаваючих листків мають розширення ("здуття"), що містить повітряні порожнини. Підводні лінійні і розсічені ***(а – г)*** листки зелені, поряд корені – рожеві ***(г)***. Матеріал зібрано на Русанівському каналі, лівий берег Дніпра (район Києва) у травні–червні 2007-2011 р.

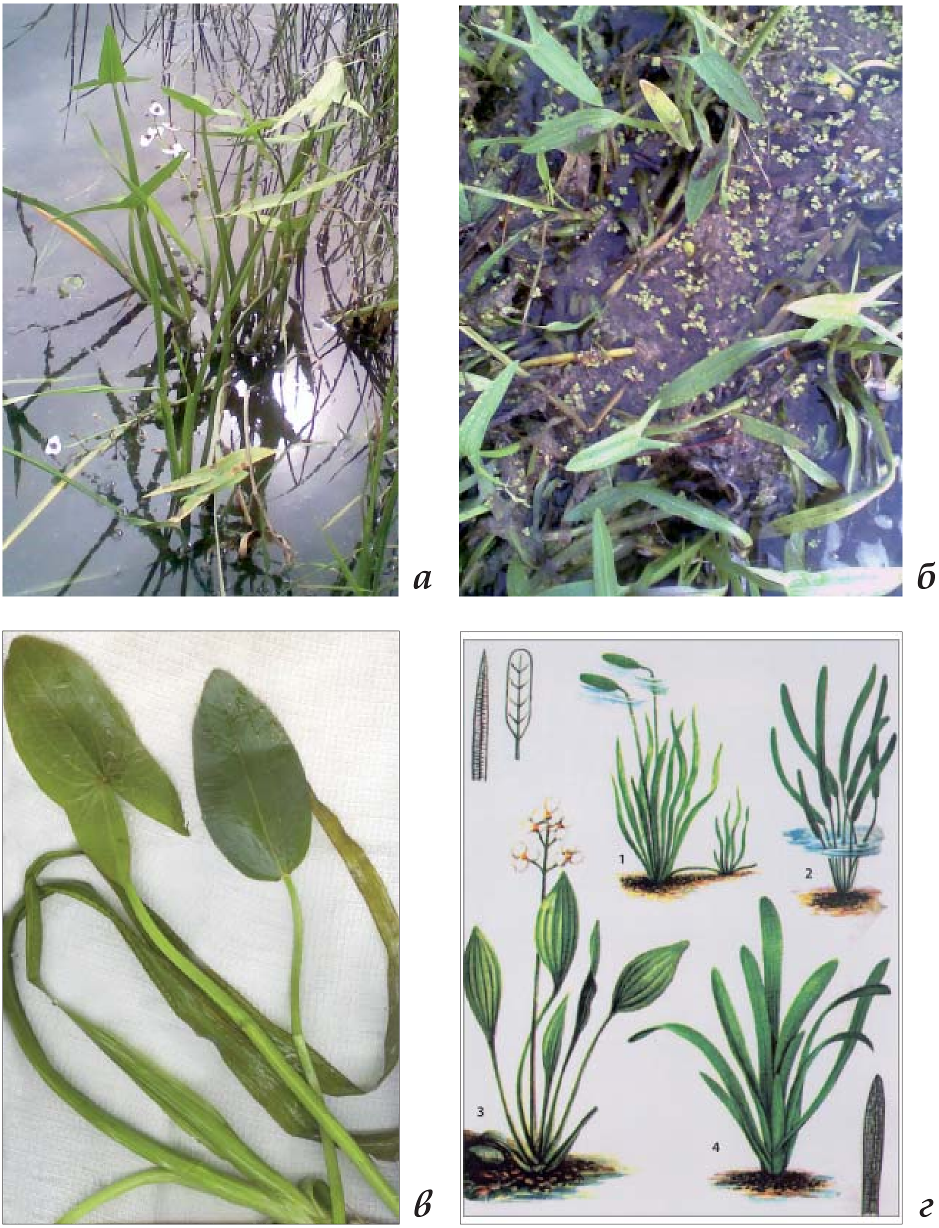


Рис. 1.3.3. Загальний вигляд ***Sagittaria sagittifolia*** ***(а, б)*** і ***S. filiformis*** *(г)*. Підводні листки лінійної форми ***(б - г)***; надводні – стрілоподібної ***(а, б, в)***, продовгуватої ***(б, в)*** і ланцетоподібної *(г)*. Стрілолист звичайний (рис. ***б, в***) зібрано на берегах р. Псьол біля с.м.т. Велика Багачка Полтавської області в червні 2010 р.; (рис. *г* – стрілолист ниткоподібний, http://ru.wikipedia.org/wiki/)

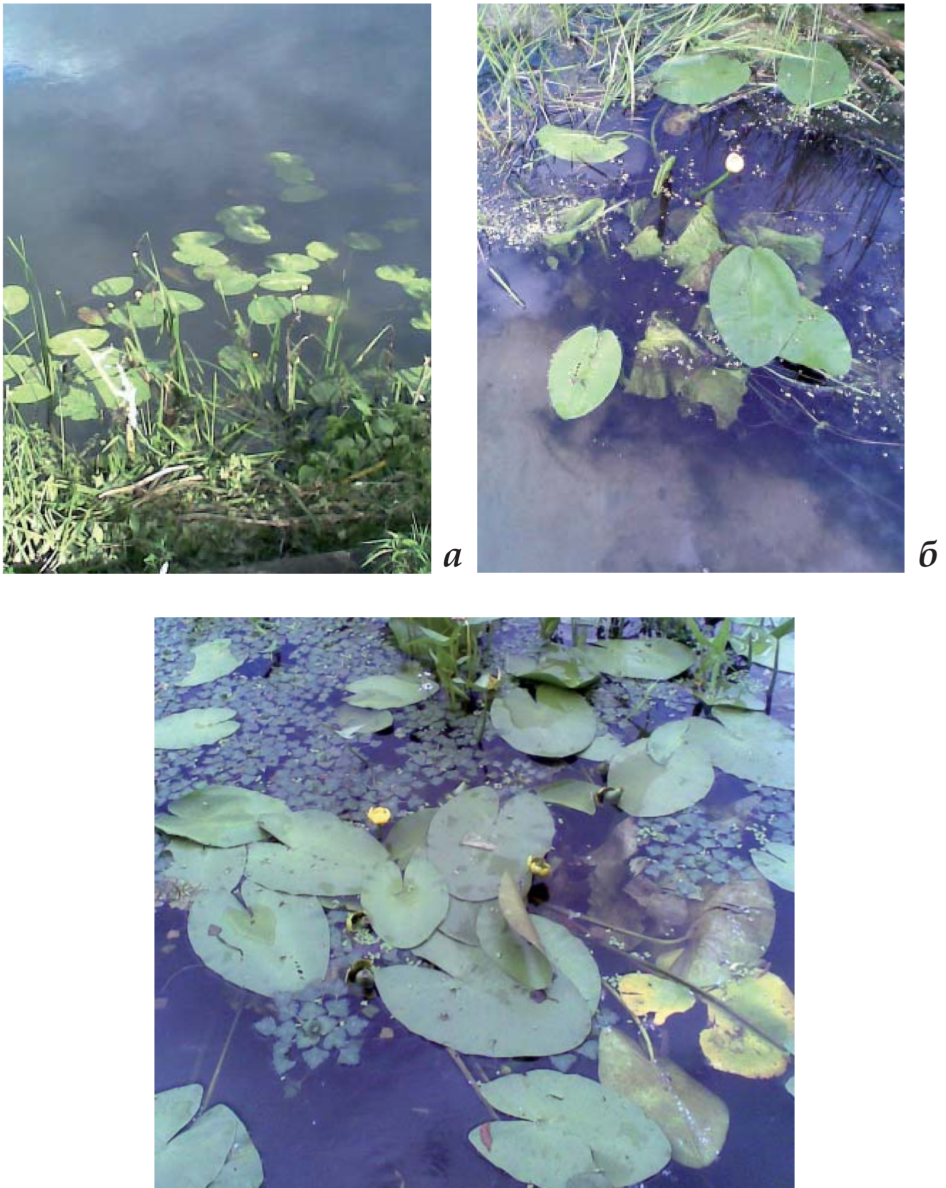


Рис. 1.3.4. Загальний вигляд ***Nuphar lutea***. Плаваючі листки ***(а-в)*** мали серцевидноовальну форму, підводні листки – округлу форму ***(а, б)***. Матеріал зібрано в червні 2008 р. на р. Псьол біля с.м.т. Велика Багачка Полтавської обл. (рис. ***а*** і ***б***) і на Русанівському каналі р. Дніпро (Київ) (рис. ***в***)

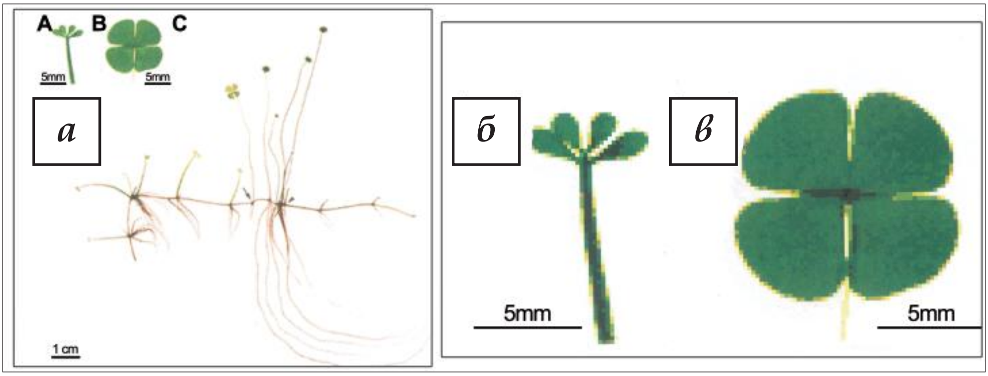


Рис. 1.3.5. АБК-залежна гетерофілія у рослини ***Marsilea quadrifolia*** спричинена дією АБК (1 мМ): ***а*** – загальний вигляд рослини, ***б*** - підводний листок, ***в*** - надводний листок (Bai-Ling Lin, 2002)

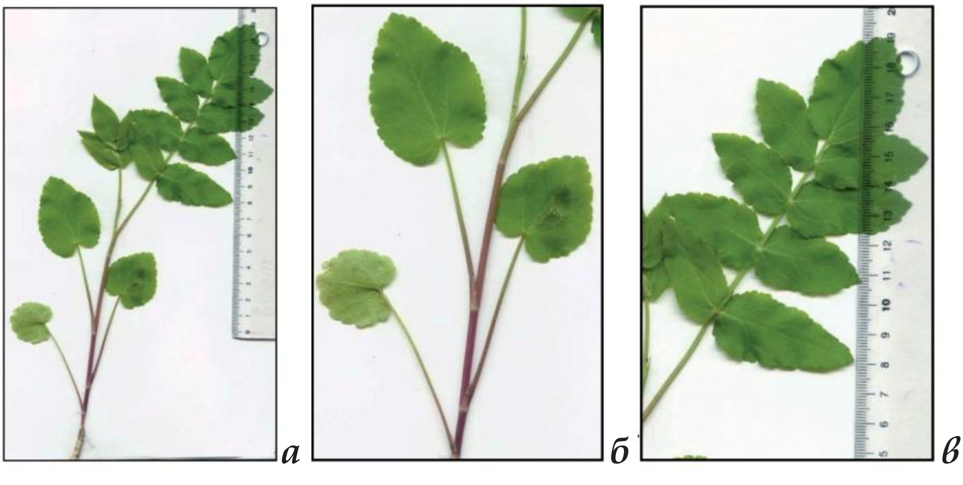


Рис. 1.3.6. Загальний вигляд листків суходільної екоформи ***Sium latifolium*** – веху широколистого на стадії вегетативного росту. Перші три листки мали цілісну пластинку ***(а, б)***, наступні – пірчасторозсічену ***(в)***. Матеріал зібрано у травні 2007 р. (Конча-Заспа під Києвом)

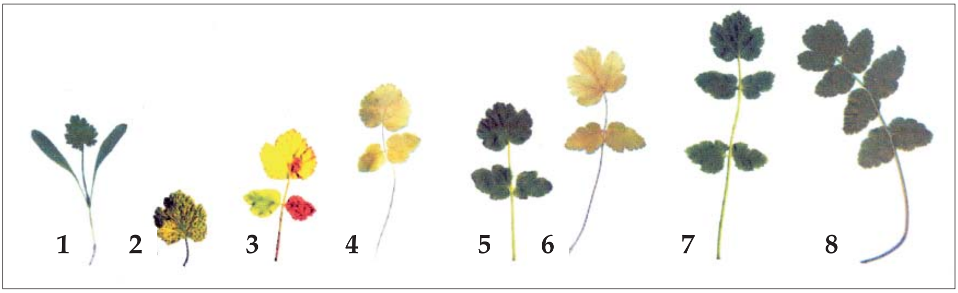


Рис. 1.3.8. Послідовний ряд листків прикореневої розетки ***Pastinaca sativa***: 1– з першим справжнім листком; 2 – відмираючий листок з трьома лопатями; 3 – трійчатоскладний листок з відмираючими листочками; 4–6 – трійчатоскладні листки різних ярусів; 7–8 – непарноперистоскладні листки (Наумов, 2009)

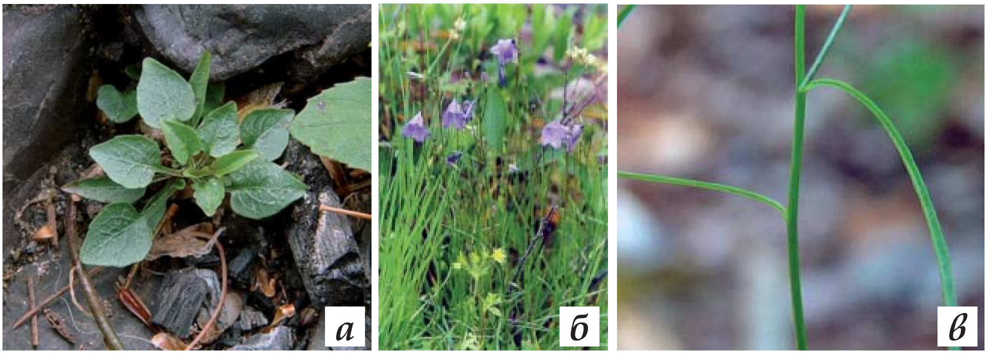


Рис. 1.3.9. Загальний вигляд ***Campanula rotundifolia***: ***а*** - прикореневі листки загостренояйцеподібні; ***б, в*** – стеблові листки лінійні. (Фото взято: USDA, US Dep. of Agricultur Natural Res. Conservation Service, www.rook. org/…/ companularot.html)

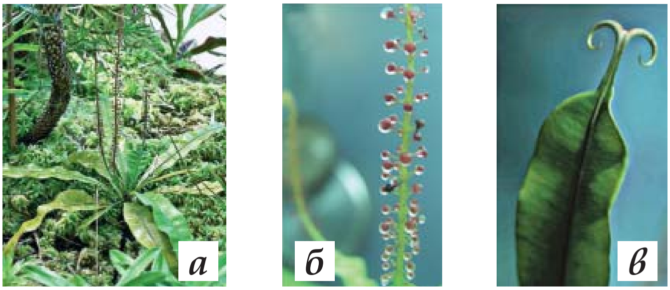


Рис. 1.3.10. Загальний вигляд трьох типів листків ***Triphyophyllum peltatum:*** ***а*** - прикореневі списоподібні листки; ***б*** – стеблові лінійні, комахоїдні листки із залозками; ***в*** – стеблові листки лопатчаті, з двома крючкоподібними виростами на кінчику пластинки. (Фото взято: http://en.wikipedia.org/wiki/Triphyophyllum і http://www.righthealth.com/topic/triphyophyllum)

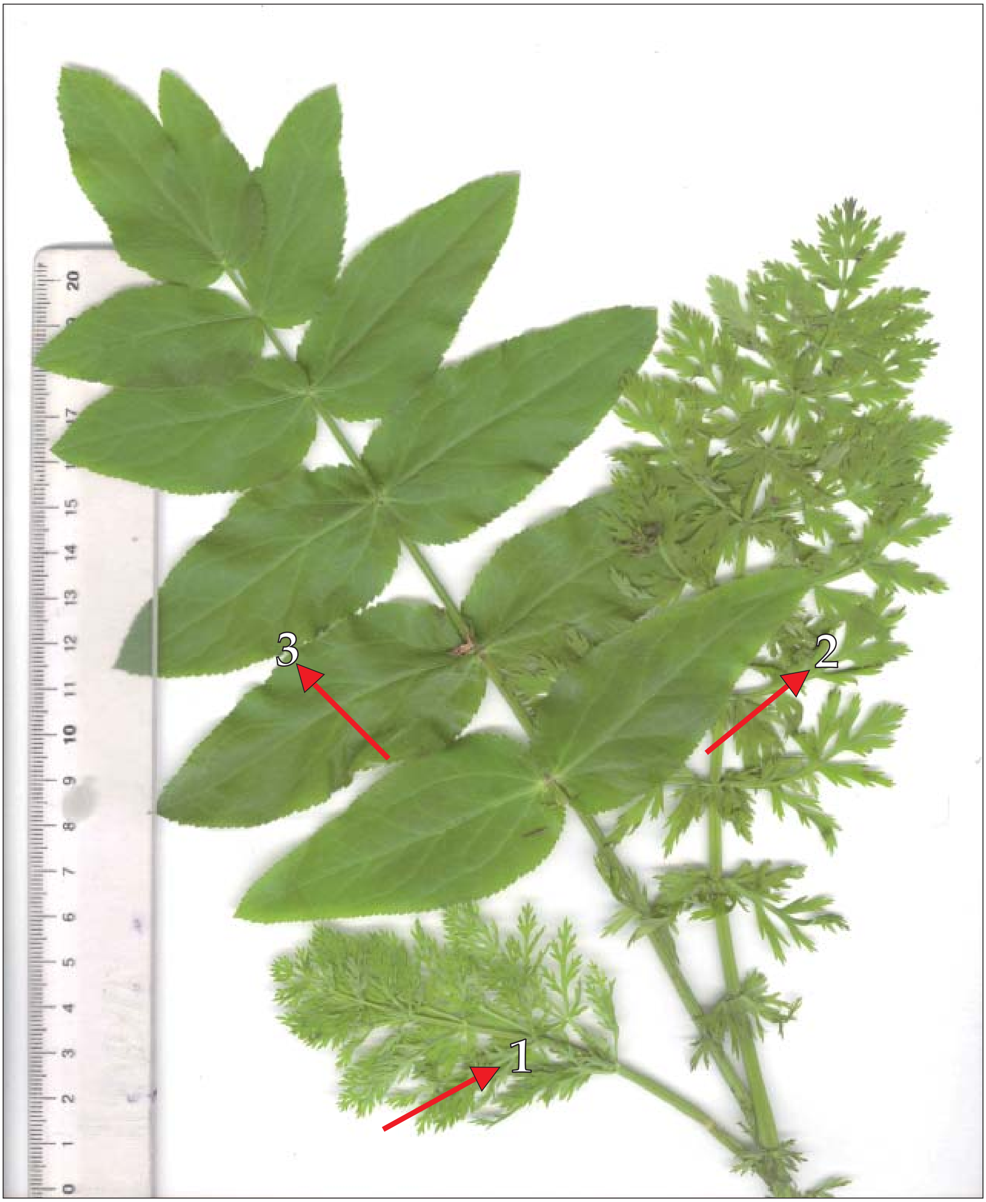


Рис. 1.6.1.1. Загальний вигляд листків ***Sium latifolium***: 1– підводний листок, 2 – „перехідний" листок, 3 – надводний листок. Рослини збирали в травні, (Конча-Заспа під Києвом)

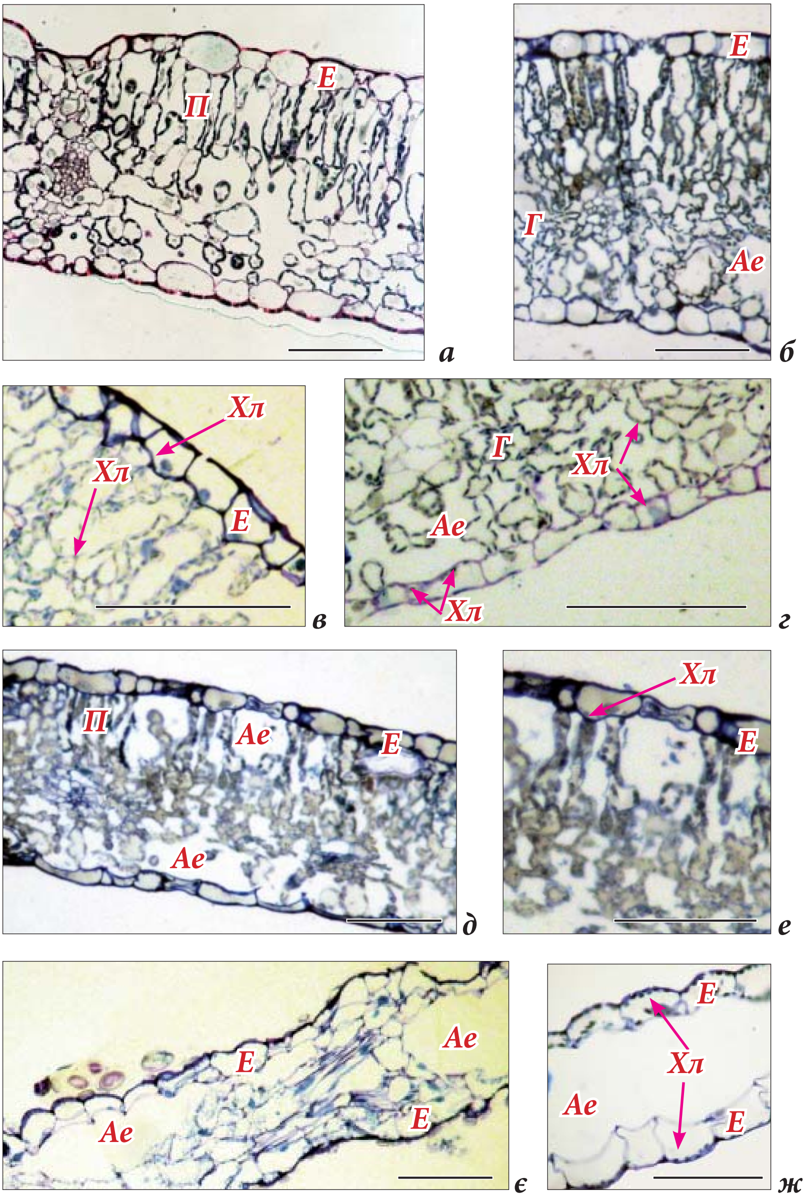


Рис. 1.6.2.1. Поперечні зрізи листкових пластинок *Sagittaria sagittifolia*: ***а-г*** – надводний стрілоподібний листок, ***д, е*** – надводний продовгуватий листок; ***є, ж*** – підводний лінійний листок. Стрілками позначені хлоропласти. Матеріал зібрано на березі р. Псьол (с.м.т. Велика Багачка Полтавської області). Позначення: *Ае* – аеренхіма, *Г* – губчаста паренхіма, *Е* – епідерміс, *П* – палісадна паренхіма, *Хл* – хлоропласт. Масштаб = 100 мкм

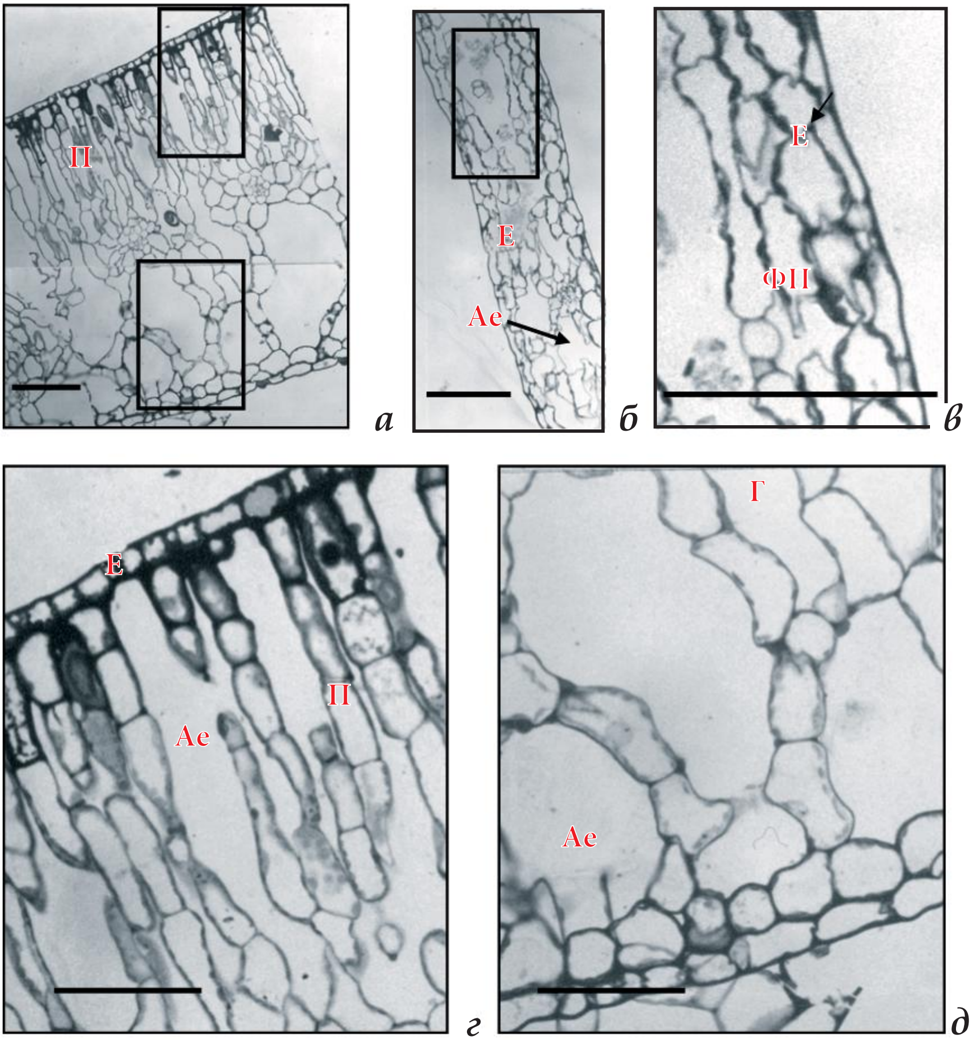


Рис. 1.6.3.1. Поперечні зрізи плаваючого (*а, г, д*) і підводного (*б, в*) листків ***Nuphar lutea***, фаза бутонізації. На рисунках *г* і *д* збільшені фрагменти плаваючого листка, що обведені квадратами на рисунку ***а***. На рис. ***в*** збільшений фрагмент підводного листка, що обведено квадратом на рисунку ***б***. Листки глечиків зібрані на р. Псьол (с.м.т. Велика Багачка Полтавської області). Позначення: Ае – аеренхіма, Г – губчаста паренхіма, Е – епідерміс, П – палісадна паренхіма, ФП – фотосинтезуюча паренхіма підводних листків. Масштаб = 100 мкм

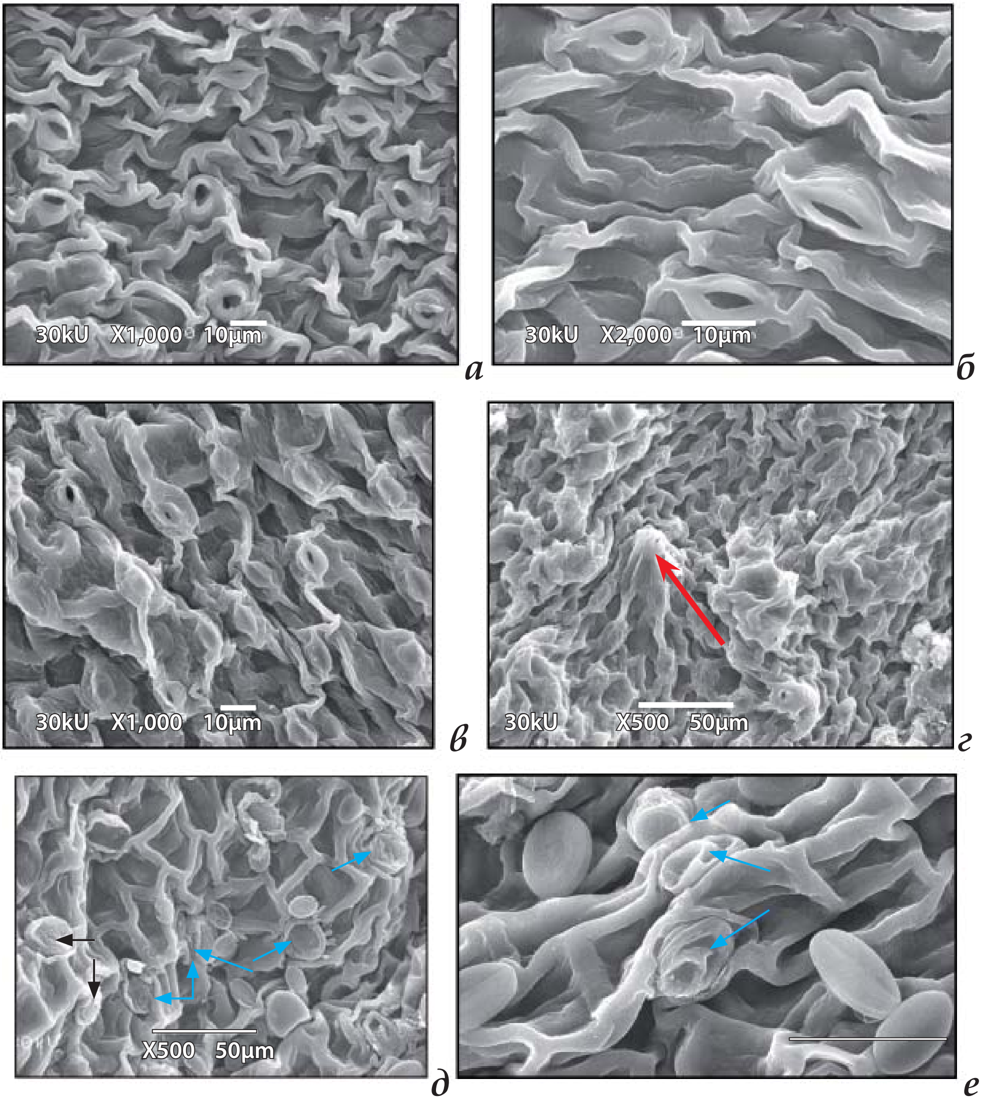


Рис. 1.7.5.3.1. Структура верхньої *(а, б)* та нижньої *(в–е)* поверхонь плаваючих листків ***Nuphar lutea***. В епідермі видно гідропоти (вказано стрілками на рис. ***д, е***) і одноклітинні водорості, що прикріплені до кутикули епідерми. Масштаб: ***а, б, в*** = 10 мкм, *г, **д, е*** = 50 мкм

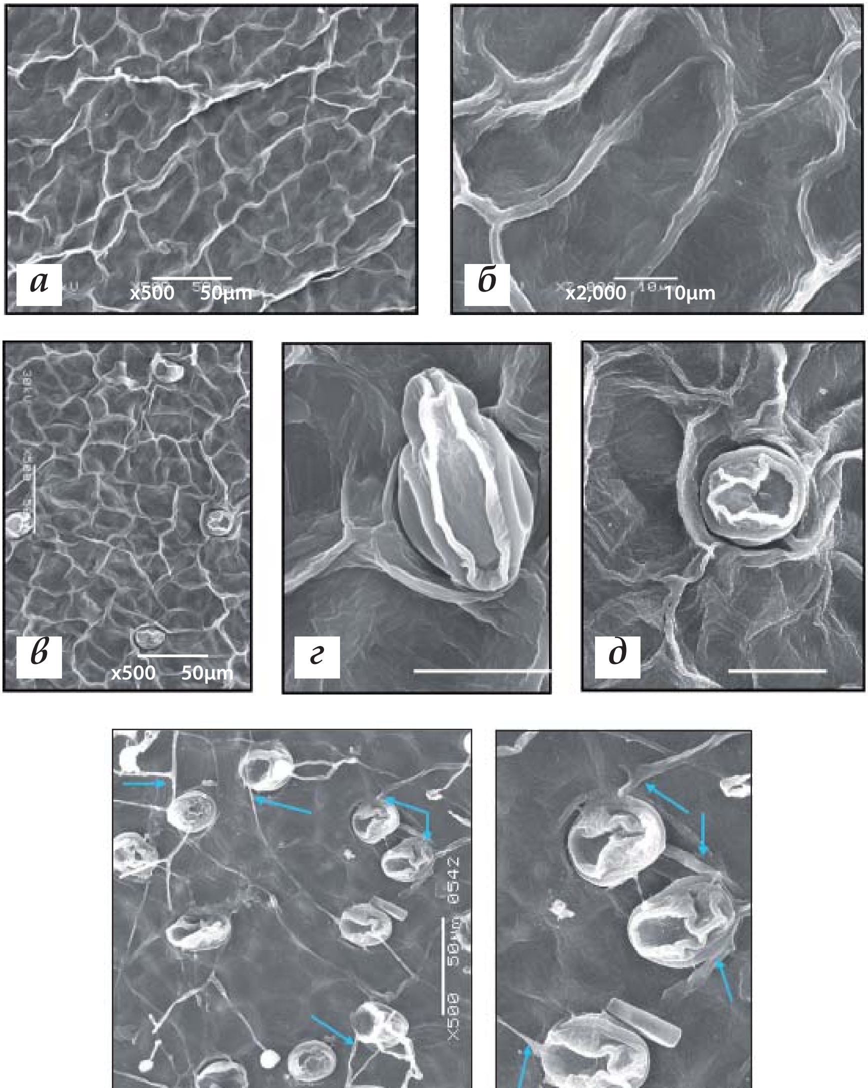
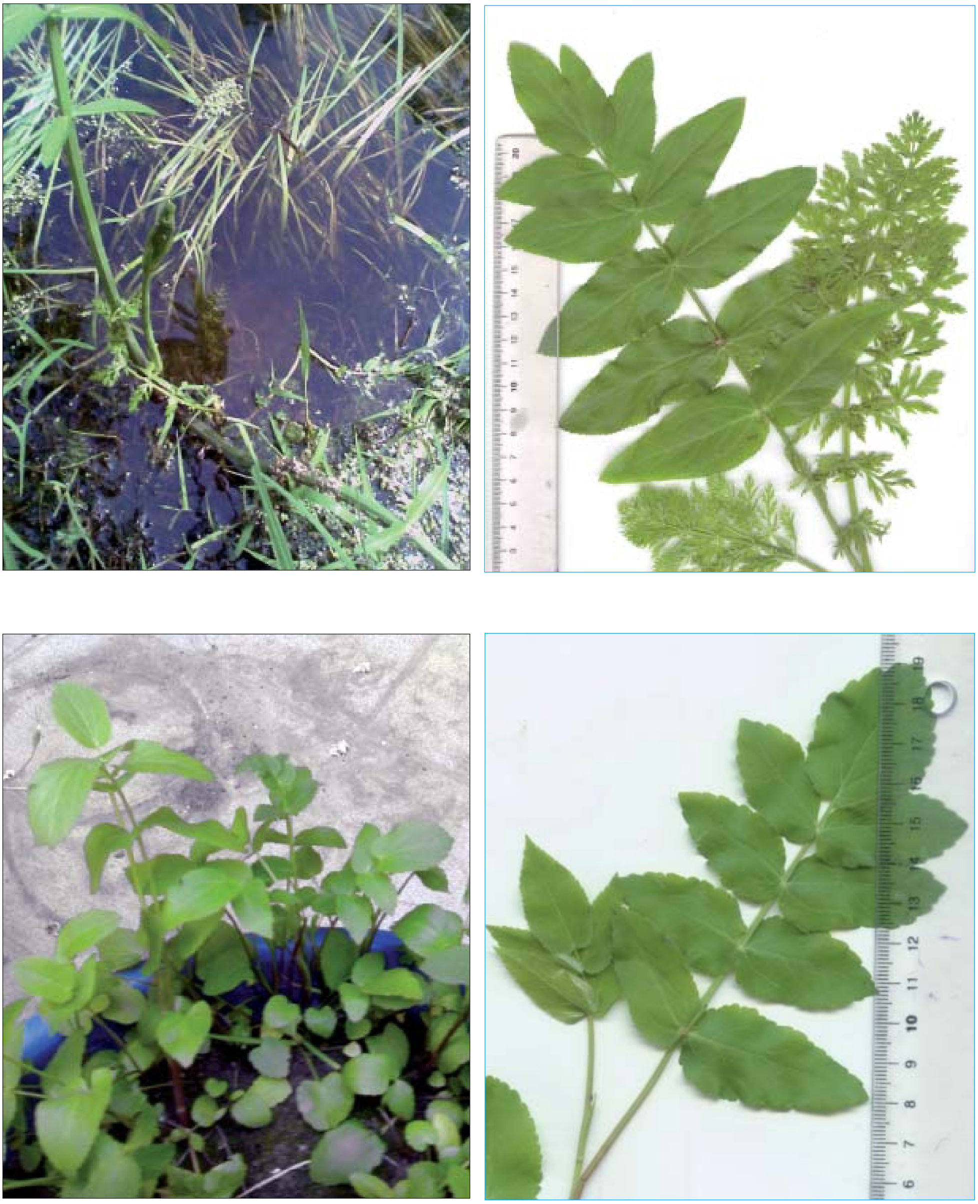


Рис. 1.7.5.3.2. Структура верхньої ***(а, б)*** і нижньої ***(в-є)*** поверхонь підводних (придонних) листків ***Nuphar lutea***. На нижній поверхні видно гідропоти (рис. ***в – є)*** чашоподібної форми, що з'єднані між собою й основними клітинами епідерми щупальцеподібними кутикулярними тяжами (рис. ***е, є, стрілки***). Підводні листки рослин зростали на глибині біля 2 метрів від водної поверхні (на р. Псьол). Червень, 2008 р., р. Псьол біля с.м.т. Велика Багачка Полтавської обл. Масштаб: ***а, в, е = 50 мкм; б = 10 мкм; г, д, є = 20 мкм***



а

б

Рис.. 2.2.2.1. Загальний вигляд листків повітряно–водних ***(а)*** та суходільних рослин ***(б) Sium latifolium***. Різна форма пластинок у повітряно–водних рослин: у підводних і перехідних листків (тричіпірчасторозсічена); у надводних листків - пірчасторозсічена (рис. ***а***). Листки суходільних рослин мають дві форми пластинок ***(б)***: перші три листка - цілісну загострено яйцеподібну пластинку, листки наступних ярусів - пірчасторозсічену

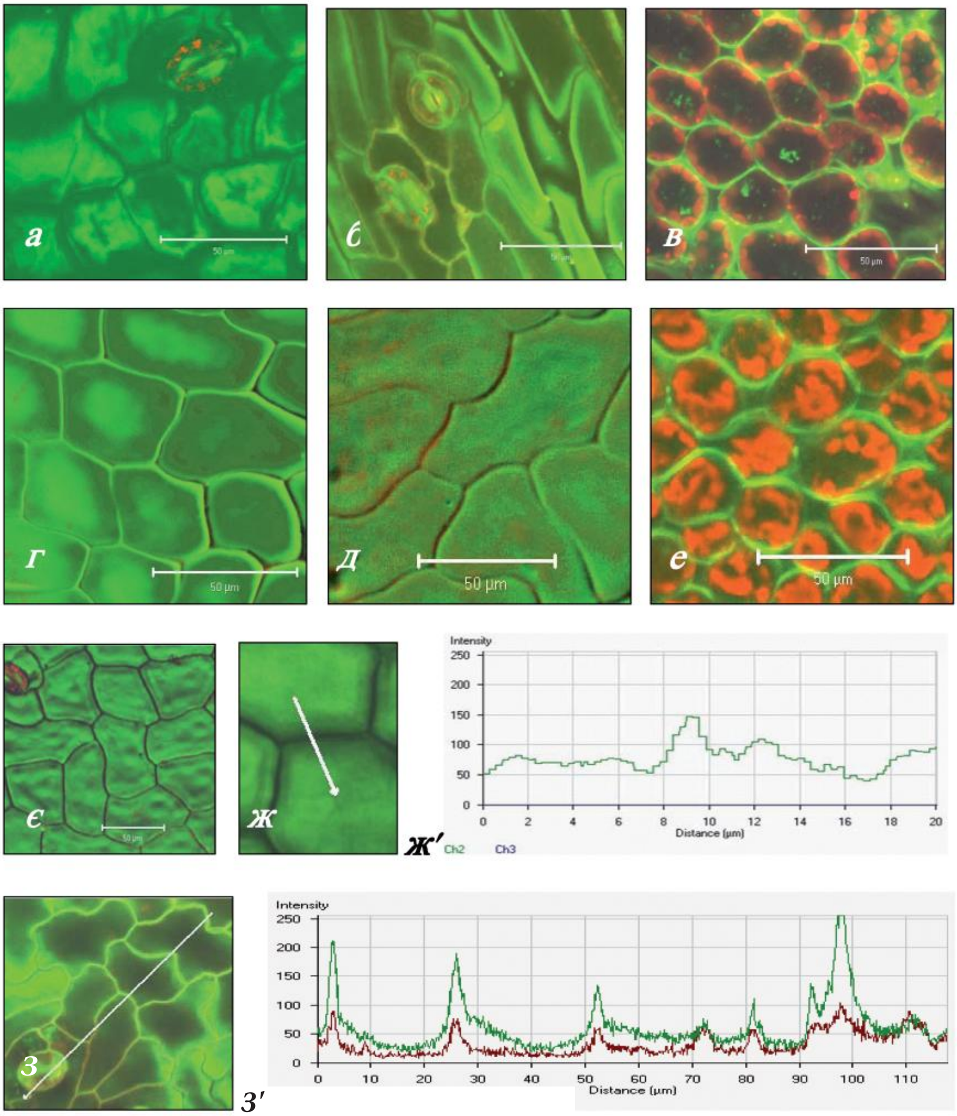


Рис. 2.2.2.2. Клітини епідермісу ***(а, б, г, д, є–з)*** та мезофілу ***(в, е)*** листків повітряно-водних ***(а–д, ж, з)*** та суходільних ***(е, є)*** рослин ***Sium latifolium*** після інкубації в розчині калькофлуору (кф.) Комплекс целюлоза+кф. флуоресціює зеленим кольором, автофлуоресценція хлорофілу червоного кольору. ***ж′, з′*** – діаграми інтенсивності флуоресценції комплексу целюлоза + кф. (зелена крива) та автофлуоресценції хлорофілу (червона крива). По горизонталі – відстань (мкм), що була проскanована, позначена білою стрілкою ***(ж, з)***, по вертикалі – інтенсивність флуоресценції в умовних одиницях. Масштаб =50 мкм

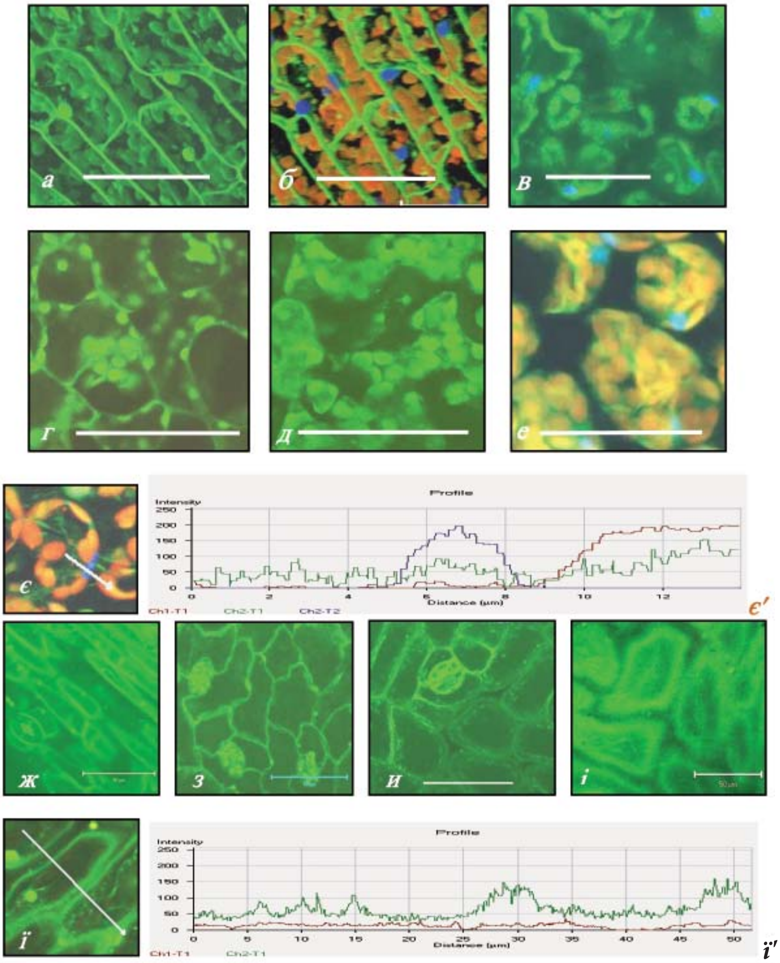


Рис. 2.2.3.1. Клітини мезофілу ***(а–е)*** та епідермісу ***(ж–і)*** листків ***Sium latifolium*** після інкубації в розчині Fluo–4 (комплекс Ca^{2+} + Fluo–4 флуоресціює зеленим кольором) і після інкубації в розчині DAPI (ДНК ядер флуоресціює блакитним кольором), автофлуоресценція хлорофілу має червоний колір. Листки повітряно–водних рослин виду: ***а, б, в, є, ж, з*** – підводні; ***г, и*** – надводні. Листки суходільних рослин ***S. latifolium***: ***д*** - з цілісною пластинкою; ***е, і, ї*** – з розсіченою пластинкою. ***а, б*** – клітини палісадної паренхіми, ***в-е*** – клітини губчастої паренхіми; ***є', ї'*** – діаграми інтенсивності флюоресценції комплексу Ca^{2+} + Fluo–4 (зелена лінія), автофлуоресценції хлорофілу (червона лінія), флуоресценції ДНК (блакитна лінія) в клітинах мезофілу ***(є')*** підводних листків повітряно–водної рослини та адаксіальної поверхні епідермісу ***(ї')*** листків суходільної рослини. По горизонталі: відстань (мкм), що була проскanована, позначена білою стрілкою на рисунках ***є*** і ***ї;*** по вертикалі: інтенсивність флуоресценції комплексу Ca^{2+} + Fluo–4 в умовних одиницях. Масштаб = 50 мкм

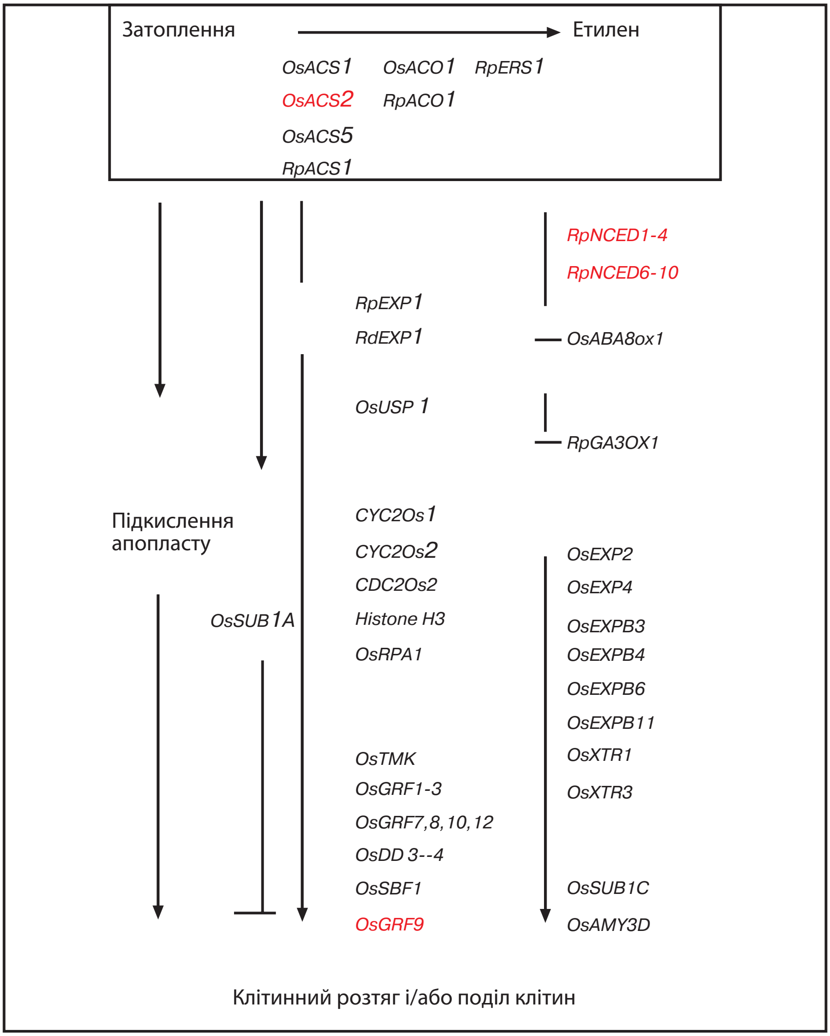


Рис. 2.2.4.1. Схематична зображення експресії генів, залучених до поділу й розтягування клітин стебел при затопленні рослин (чорним кольором вказано на стимулюючу дію генів, червоним – на інгібуючу) (Bailey-Serres, Voessenek, 2008)

Абревіатура генів, які індукують синтез наступних білків :

CYC2Os – циклін; ***CDC2Os*** – циклін-залежна кіназа; ***OsACO*** та ***RpACO*** – АСС-оксидаза; ***OsACS*** та ***RpACO*** – АСС-синтетаза; ***OsDD*** – білок диференціації (Kende et al., 1998); ***OsAMY*** – амілаза (Fukao et al., 2006); ***OsEXP***, ***RdEXP*** та ***RpEXP*** – експансини; ***OsGRF*** – рост-регулюючий фактор (Choi et al., 2004); ***OsRPA*** – реплікуючий білок А1; ***OsSBF*** – білок із родини симпорту натрій-жовчна кислота (Rzewuski, Sauter, 2002); ***OsSUB1*** – білок підводний; ***OsTMK*** – трансмембранна протеін кіназа (Van der Knaap et al., 1999); ***OsUSP*** – універсальний стресовий білок (Sauter et al., 2002); ***RpERS1*** – рецептор етилену (Vriezen et al, 1997); ***RpNCED*** – 9-цисепоксикаротиноїд діоксигеназа; ***RpGA3ax*** – гіберелін 3-оксидаза (Benschop et al., 2006); ***OsXTR*** – ксилоглюкан ендотрансглюкозилаза зв'язана (Darley et al., 2001); ***OsABA8ox*** – АБК 8'-гідролаза (Saika et al., 2007). Позначення: ***Os*** – Oryza sativa; ***Rd*** – ***Regnellidium diphyllum;*** та ***Rp*** – ***Rumex palustris*** або ***Ranunculus palustris***. ***OsACS1*** – синтетаза, ***OsACO1*** – оксидаза в ***Oryza sativa***, ***RpERS1*** – етилен-рецептор-синтетаза (Vriezen et al., 1997) в ***Ranunculus palustris***

яйцеподібний або довгастий, стиснутий із боків, із ниткоподібними ребрами, ребра плоду вузькі. Стовпчик вільний.

Підводні листки *Trapa natas* L. мають різну форму: лінійну і розсічену; плаваючі листки – рівносторонню трикутну (рис. 1.3.2, див. вставку III). Першими на проростаючому підводному пагоні (у квітні-травні) з'являються 4-5 сидячих лінійних листка (20-30 мм висотою і біля 2–2,5 мм шириною кожний) з гострою верхівкою; краї цільні. Коли пагін (кінець травня-червень) досягне водної поверхні, починає роспускатися розетка плаваючих листків, кількість яких в розетці варіює від 9 до 18. На цей час перший тип підводних лінійних листків починає відмирати, і на нижній частині пагона (на віддалі 10–20 мм від плода) починає формуватися другий тип підводних листків – три-пять розсічених листків з коротким черешком; довжина листків 4–6,5 см, ширина 2–4,5 см; листок містить 15–47 сегментів. Плаваючі листки мають рівносторонню трикутну форму, основа листка – округла-клиновидна (рис. 1.3.2, див. вставку III), вершина – гостра, краї листків – зубчасті; черешок циліндричний (довжиною 2–4 см, діаметром 2–2,5 мм), посередині має «здуття», розмір якого у 1,5–1,9 раза перевищує діаметр черешка біля основи. Здута частина черешка містить розвинену аеренхіму, завдяки якій листок плаває на водній поверхні. *T. natas* - це однорічна водна рослина з пучками нитчатоподібних коренів світло-рожевого (квітень-травень) або світло-коричневого кольору (травень-вересень), тонким галузистим стеблом, довжина якого варіює (залежно від глибини водоймища) від 40 см до 200 і більше см (рис. 1.3.2, *б*). Від стебла галузяться корені (рис. 1.3.2, *б, г*). В середині червня плід (горіх) відділяється від рослини.

Плаваючі листки *Trapa natans*, біля основи мають лінійні або вузько ланцетні прилистки. Квітки дрібні, двостатеві, правильні, з подвійною оцвітиною розміщені поодинці в пазухах листків. Пелюсток чотири, білого кольору. Плід – кістянка, з тонким оплоднем і дерев'янистою оболонкою, що має 2–4 роговидні вирости. Крохмалисте насіння водяного горіха містить близько 15% білків, 7,5% жиру, 52% крохмалю та 3% цукру, насіння їстівне в сирому та вареному вигляді, розмелюється на крупу чи борошно.

Лінійні, видовжені або шаблеподібні підводні листки характерні для більшості видів родини *Alismataceae*. Так, у *Sagittaria sagittifolia* підводні листки лінійної форми; листкова пластинка повітряних листків має стрілоподібну і продовгувату форму (рис. 1.3.3, див. вставку IV). *S. sagittifolia* – багаторічна рослина з білими квітками, видовженим кореневищем, від якого відходять численні корені. *S. sagittifolia* росте на різній глибині – від кількох десятків см до 1,5 м на мулистому грунті.

Підводні листки стрілолиста звичайного сидячі, завдовжки 50–80 см, на мілководді значно коротші. Ширина підводної листкової пластинки варіює від 2 до 4 см і більше, довжина - також варіює залежно від глибини зростання стрілолиста, жилкування підводних листків дугоподібне. Підводні листки світло-зелені, з'являються після проростання насіння або утворюються із бруньок на підземному пагоні. Навесні вони швидко ростуть, але не досягають поверхні води. Надводні листки темно–зеленого кольору разом із черешками досягають 50 см чи/і більше. Сама пластинка має стрілоподібну форму: з гострою верхівкою та гострими базальними лопатями, які розходяться.

У стрілолиста звичайного, який збирали в Полтавській області вздовж берегів р. Псьол, у надводних листків ми виявили дві форми листкових пластинок, стрілоподібну та продовгувату (рис. 1.3.3, *а-в*, див. вставку IV). У рослин цього виду було 2–7 надводних листків зі стрілоподібною пластинкою та один–два листки – з продовгуватою пластинкою (рис. 1.3.3, *б, в*), а також 5–12 підводних видовжених листків лінійної форми. Квітки розвиваються над поверхнею води, з білою оцвітиною, біля основи темно–фіолетові чи рожеві, трипелюсткові, у мутовці по дві чи три квітки, у нижній частині суцвіття розміщені жіночі квітки з короткими квітконіжками, а зверху – чоловічі з довгими квітконіжками. Тичинок шість. Для надводних листків *Sagittaria filiformis* (рис. 1.3.3, *г*, див. вставку IV) характерна ланцетоподібна форма, для підводних листків – лінійна форма, аналогічно формі підводних листків у *S. sagittifolia.* У стрілолиста збірний плід з шести–восьми, зірчасто розміщених, не сплюснутих листянок. Квітколоже при плодах видовжене. Плодики 6–10 мм завдовжки.

Третій тип форми підводних листків, який ми виділили у рослин, які характеризуються гетерофілією – це придонні округлі листки, які трапляються у видів родини *Nymphaeaceae*. Наприклад, у *Nuphar lutea* підводні листки округлі, по краю складчасті, дуже тонкі, майже «прозорі». Надводні листки серцевидноовальної форми (рис. 1.3.4, див. вставку V). або яйцевидноовальної, товсті, без прилистків, з тригранними черешками, довжина яких залежить від глибини зростання рослини, у підводних листків довжина черешка становить 7–15 см. Чашечка п'ятилиста, пелюстки численні, дрібніші за чашолистки, жовті. Квітки 4–5 см діаметром. На Україні квітне з червня по вересень. Поверхня плоду гладенька (Визначник рослин УРСР, 1950).

Крім зазначених трьох типів форми підводних листків, у природі трапляються також й інші форми (рис. 1.3.5, див. вставку VI).). Надводні листкові пластинки в *Marsilea quadrifolia* мають колоподібну форму, діаметром близько 10 мм, пластинка розсічена (до половини радіуса) на-

вхрест під кутом 90° на чотири лопаті, краї лопатей пластинки округлі (рис. 1.3.5, *а, в*). Підводні листкові пластинки в *M. quadrifolia* також чотирьохрозсічені, складаються з чотирьох сегментів (рис. 1.3.5, *а, б*) розміром кілька мм, які відходять від короткого черешка (0,7–1,5 см), краї сегментів округлі (Bai-Ling Lin, 2002).

Гетерофілія в суходільних рослин залежить від виду й проявляється в онтогенезі: під час росту вегетативного пагона, особливо на ранніх стадіях його розвитку, а також при формуванні квітконосного пагона, або ж коли у багаторічних рослин листки формуються у різні сезони (Сацыперова, 1984; Наумов, 2009; Givnish et al., 1994; Eckenwalder, 1980; Webb, 1984; Christodoulakis, 1989; Christodoulakis et al., 1990). За ранніми даними К. Гебела (Goebel, 1891; 1900), який для опису розвитку рослин запропонував термін гетеробластний розвиток, різна форма листків у суходільної рослини *Hedera helix* проявлялася весною: перші ювенільні листки мали перисту форму пластинки, а наступні листки – цілісну листкову пластинку (Goebel, 1990; цит.: за Schmidt, Millington, 1968).

Умовно ми розділили суходільні гетерофільні види рослин за формою листкових пластинок на два типи: перший тип – види, у яких форма листків ускладнюється (від цілісної пластинки до розсіченої чи ін.) при формуванні вегетативного пагона, або ж навпаки, форма спрощується при формуванні квітконосного пагона; другий тип – види, у яких листки прикореневої розетки за формою відрізняються від стеблових листків, тобто листків наступного ярусу. Прикладом першого типу листків можуть бути листкові пластинки веху: *Sium latifolium*, *S. sisaroideum* (Петрова, Барыкина, 2005) та ін.; другого типу – листки *Campanula rotundifolia, Triphyophyllum peltatum,* опис яких наведено нижче.

У суходільного екотипу *Sium latifolium*, який зростає на відстані 5–20 м від берега, форма листкових пластинок різниться. Рослини цього виду характеризувалися гетерофілією. Листки були двох типів (рис. 1.3.6, *а–в,* див. вставку VI): з цілісною пластинкою (рис. 1.3.6, *а, б*) і розсіченою (рис. 1.3.6, *а, в*). Перші три листки з цілісною листковою пластинкою мали округлояйцеподібну й загостренояйцеподібну форму з серцеподібною основою, городчатим типом краю листка; середній розмір довгої осі пластинки становив 2,5 ± 0,3 см, короткої – 2,0 ± 0,2 см. Кожна особина *S. latifolium* у травні мала три цілісні листки й два – пірчасторозсічені, останні складалися з цілісних видовженоовальних листочків. Пірчасторозсічені листки мали 4–5 пар та одну непарну частку з городчатими краями, середній розмір довгої осі часточки становив 10 ± 1,2, короткої – 2,9 ± 0,5 см. Парні листкові часточки розміщені супротивно.

Типовим прикладом ускладнення форми листкової пластинки є листки трави *Senecio lautus* (Asteraceae), яка зростає у тріщинах скель Нової Зеландії (Burns, 2005). Перші листки цього виду мали цільну видовжену литкову пластинку з коротким черешком (рис. 1.3.7; 8-ий і 9-ий листки зліва), при дозріванні трави форма наступних, заново сформованих листків сильно змінювалася в порівнянні з ювенільними листками: у них поступово утворювалося парне число виступів - зубців (від 4 до 10 мм завдовжки), розмір пластинки збільшується майже удвічі (рис. 1.3.7).

Рис. 1.3.7. Листки різної форми, зібрані з однієї рослини *Senecio lautus* на південному побережжі Велінгтона, Нова Зеландія. Зліва направо: поступовий ряд дорослих розсічених листків до перших загостренояйцевидних ювенільних (справа) (Burns, 2005)

У рослин *Pastinaca sativa*, які розвиваються в умовах відкритого ґрунту, закладка та розвиток прикореневої розетки відбувається, як і в *Apium graveolens* (Наумов, 2009). Нижні пари листочків прикореневої розетки зазнають змін, пов'язаних з тим, що ці пари стають розсіченими (рис. 1.3.8; див. вставку VII). Особливо чітко цей процес виявляється на другій–четвертій парі бічних листочків при основі листка.

У *Campanula rotundifolia* прикореневі листки загостренояйцевидні зі зубчатим краєм (рис. 1.3.9, *а;* див. вставку VII), черешки довгі. Розеточні листки утворюються рано весною, і зростають у затінку оточуючих рослин, тоді як в червні на стеблі формуються лінійні листки (рис. 1.3.9, *б, в*).

Якщо рослина зростає на слабкому освітленні, то на стеблі замість видовжених листків будуть формуватися округлі або ж серцеподібної форми листки (Барабанов, 2006).

Для рослини *Triphyophyllum peltatum*, які зростають в тропіках Африки, характерна наявність сезонної гетерофілії (Green et al., 1979), що виявляється в трьох типах листків. Перший тип – це списоподібні видовжені листки прикореневої розетки, їхній розмір 35,5 х 5 см, такі листки ха-

рактерні для ювенільної фази рослини, у якої пагін не перевищує 50 см у висоту (рис. 1.3.10, *а;* див. вставку VII). Коли рослина починає квітнути, пагін витягується до 50 м, на ньому з'являються лінійні комахоїдні листки із залозками (другий тип листків) (рис. 1.3.10, *б*); такі листки маленькі, вусикоподібні (діаметром до 5-8 мм), часто без листкової пластинки, за допомогою залоз листки перетравлюють комах і абсорбують поживні речовини після розчинення комахи-жертви. Другий тип листків інколи може мати базальну листкову пластинку. Після цвітіння на пагоні утворюється й третій тип листків лопатчатої форми – стеблові листки з двома гачкоподібними виростами на кінчику пластинки (рис. 1.3.10, *в*), за допомогою яких вони чіпляються за стовбури дерев, середній розмір третього типу листків становить 17,8 х 3,7 см (Green et al.,1979; Albert et al., 1992; Bringmann et al., 2002).

Для ендемічних рослин з роду *Cynea* (*Campanulaceae*: *Lobelioidae*), що зростають на океанічних островах в сильно затінених місцях на Гавайському архіпелазі, також характерне явище гетерофілії: нижні листки розсічені, мають форму S–літери, колючкоподібні, верхні листки мають цільну пластинку (Givnish, 1987; Givnish et al., 1994; Lee et al., 1990). Ці дослідники вважають, що нижні листки завдяки своїй формі можуть сприймати слабкі сонячні промені в сильно затінених місцях їхнього зростання. Автори, вивчаючи наявність гетерофілії у 55 видів роду *Cynea,* встановили, що це явище характерне для 18 видів, які проходять стадію формування молодих гачкоподібних листків лише на деяких островах цього архіпелагу. Згідно думки цих авторів, гетерофілія ендемічних рослин на океанічних островах виникла в процесі еволюції як один із засобів захисту рослин (утворення листків «колючок») від механічних пошкоджень травоїдними (Givnish, 1987; Givnish et al., 1994).

1.4. ВПЛИВ ЗМІН ОТОЧУЮЧОГО СЕРЕДОВИЩА НА ВИЯВ ГЕТЕРОФІЛІЇ У РОСЛИН

Під час природного зниження чи підвищення рівня води (флуктуації) в озерах і річках частина стебла водних рослин опиняється над водою або під водою. І тоді на надводному (чи підводному) пагоні формуються повітряні (чи підводні) листки, які суттєво відрізняються одні від інших. Так, у видів *Potamogeton anguillantus, P. perfoliatus, P. malainus* і гібридів *P. anguillantus*, які зростали в озері Біва (Японія), через 20 діб після виходу стебла із води, надводні листки відрізнялися від підводних такими ознаками: появою листкового черешка, скороченням довжини листкової пластинки у 4 рази, збільшенням майже удвічі товщини листкової пластинки, появою продихів на верхній та нижній поверхнях (Iida et al., 2009). Отже, було показано, що фенотипічні зміни форми та структури листків при переході з води у повітря опосередковані змінами оточуючого середовища.

Підводні листки гетерофільних рослин, як і підводні листки гомофільних гідрофітів, порівняно з надводними листками водних рослин і листками суходільних рослин, ростуть при зниженому освітленні. Відомо, що вода поглинає світловий потік, ослаблення світла прямо пропорційне глибині води (Доронин, 2000; Лансберг, 2003). Зниження освітлення у воді відбувається внаслідок взаємозв'язку двох процесів: поглинання та розсіювання світла водою. Світло поглинається також органічними та неорганічними часточками, які є у воді. І чим менше енергії має світло, тим швидше воно поглинається. Тому довгохвильові частини спектра, а саме червоні та оранжеві промені, поглинаються вже на глибині кількох метрів, а потім зникає жовте світло, найглибше проникають синій і зелений спектр білого світла. Під час поглинання світла частина енергії світлового променя переходить у інші форми енергії: теплову, хімічну, флуоресцентну. Різні частинки (органічні та неорганічні), які є у воді, можуть частково заломлювати та відбивати короткохвильові промені світла в різних напрямках. Спектр довжин хвиль видимого світла коливається від 400 до 700 нм: для червоного світла він становить 700 нм, для синього та зеленого – близько 400 нм. Хлорофіл поглинає червоне та синє світло, а зелене – ні, тому хлоропласти зелені. Крім того, частина світла відбивається від водної поверхні на перехідній межі повітря – вода (Доронин, 2000; Лансберг, 2003).

За вимірами освітленості (у сонячний день, опівдні), зробленими в середині травня 2007–2009 років на берегах озер у Конча-Заспі (околиці Києва), щільність потоку квантів сонячного світла у воді над верхівкою

підводних листків *Sium latifolium* (на віддалі 4–10 см від поверхні води) становила 80–90 мкМ квантів/$м^2с$; на рівні основи листкової пластинки – освітленість знижувалася майже на порядок; тим часом щільність потоку квантів сонячного світла на поверхні надводних листків становила 350–400 мкМ квантів/$м^2 \cdot с$, тобто освітленість у воді на глибині до 10 см від її поверхні знизилась в п'ять разів.

У підводних листках деяких гетерофільних рослин розсіченість пластинки не реагує на зміну тривалості світлового потоку. Так у *Proserpinaca palustris* підводні листки мають сильно розсічену форму незалежно від того чи зростають вони під час довгого, чи короткого фотоперіоду, тоді як листки на повітряних стеблах цього виду також розсічені в разі короткого фотоперіоду, але при подовженому фотоперіоді форма надводних листків стає ланцетоподібна, чи списоподібна (Schmidt, Millington, 1968).

Індукція надводних листків може бути спричинена як збільшенням інтенсивності освітлення, так і підвищенням температури. Цей феномен показано на *Proserpinaca palustris* (Schmidt, Millington, 1968). При підвищенні температури (до 30°С) та освітленості (9000 лм/0,3 $м^2$, ft-c) відбувається формування надводних листків із цілісною листковою пластинкою. І як вважають автори, світло індукує передачу зовнішнього сигналу фітогормонам, які є мішенями сприйняття сигналів.

Підводні листки рослин зазнають не лише дефіциту світла, а й нестачу CO_2, який має високу розчинність, але низький коефіцієнт дифузії в прісній воді – 1,7 х 10^{-9} $м^2$/с при 20°С. Крім того, pH прісної води також впливає на розчинність газів і визначає відношення CO_2 і HCO^-_3 у воді (Smith, Walker, 1981; Madsen, Maberty, 1991). У повітрі міститься вуглекислого газу 0,03%, азоту – 78,09%, кисню - 20,95%. У воді вміст розчиненого кисню залежить від атмосферного тиску: чим більше тиск, тим більша розчинність кисню. Так, при 1 атм та при 25°С у воді розчинено 0,023 г кисню в 1 кг води. А розчинність вуглекислого газу у воді – у 200 разів вища, ніж кисню (Доронин, 2000).

Відомо, що прісна вода у 775 разів щільніша за повітря. Це забезпечує збільшення плавучості у 1000 разів, що викликає появу плавучості підводних листків рослин (Sculthorpe, 1967). Вміст CO_2 у прісній воді становить 350 мМ $м^{-3}$, дифузія газів у воді – також нижча (у 1000 разів). Підводні рослини потребують у 30 разів більше вільного CO_2 для його насичення підводними листками (Madsen, Sand–Jensen, 1991), і тому підводні рослини використовують як джерело вуглецю іони HCO^-_3 (Sand–Jensen et al., 1992). Умови зростання у водному середовищі можуть спричинити загибель гідрофітів при поганому доступі світла, при якому рівень кисню у воді та у рослинах знижується, що призводить до інгібування вуглеводного метаболізму (He et al., 1999; Mommer et al., 2004; Mommer et al., 2006, a, b).

Наступною фізичною величиною, яка впливає на ріст водних гетерофільних рослин є значна вологість підводного ґрунту. Встановлено, що вологість ґрунту, на якому росли рослини повітряно-водної екоформи *Sium latifolium* становила 71,8 ± 4,1% (Недуха, 2005). Крім підвищеної вологості, ґрунт навколо коренів характеризується пониженим вмістом кисню та підвищеним вмістом солей (Sculthorpe, 1967).

Тому рослини в процесі еволюції виробили певні клітинні пристосування до зниженої освітленості, а саме, зниження товщини листкової пластинки, наявність хлоропластів у епідермісі та зниження товщини кутикули. Ці ознаки скорочують шляхи дифузії газів. Крім цих ознак, акліматизація листків до підводних умов існування відбувається шляхом збільшення поверхні потоншених листків, як це характерно не тільки для гетерофільних рослин, але й для більшості видів гідрофітів (Bruni et al.,1996; Wells, Pigliucci, 2000; Frost-Christensen et al., 2003), зокрема, *Rumex palustris* (Mommer et al., 2005).

Вищезазначені ознаки сприяють акліматизації та підтримують стійкість рослин до підводного існування, при якому CO_2 входить у фотосинтезуючі клітини шляхом дифузії через зовнішні епідермальні оболонки. Вуглекислий газ проникає в підводні листки та стебла через клітинні оболонки епідермісу, а потім через цитоплазматичну мембрану; його дифузія у підводні листки на кілька порядків вища, ніж у надводних листків (Mommer et al., 2005). Дифузія CO_2 через плазматичну мембрану досить висока, особливо при освітленні. У зелених водоростей *Dunaliella parva* Teod. та *D. acidophila* Teod. вона становила 0,1 – 9 x 10^{-6} м $с^{-1}$, а дифузія через плазмалему протопластів, виділених із мезофілу та замикаючих клітин продихів *Valerianella sp.* (L.) та *Spinacia oleracea* - 0,3 – 11 x 10^{-6} м $с^{-1}$, відповідно (Gimmler, et al., 1990).

Як вважає Момер та ін. (Mommer et al., 2005), акліматизація рослини до підводних умов зумовлена серією структурно-функціональних перебудов:

- зміною форми та площі листків,
- змінами в анатомічній будові та структурі клітин вегетативних органів, включаючи зміни в епідермі та фотосинтезуючих клітинах,
- формуванням аеренхіми в листках, стеблах і коренях,
- змінами в дифузії кисню та вуглекислого газу,
- змінами в інтенсивності фотосинтезу та фітогормонального балансу,
- змінами на молекулярно-генетичному рівні.

Саме ці особливості структурно–функціональних ознак органів, тканин і клітин будуть розглянуті в наступних підрозділах.

1.5. РОСТОВІ ХАРАКТЕРИСТИКИ РОСЛИН

Підводні та надводні листки багатьох видів гідрофітів сильно різняться не лише за формою, але й за ростовими характеристиками. У деяких видів підводні листки з'являються рано навесні (квітень – травень). Трохи пізніше (через 14 – 30 діб) починають рости надводні листки, тимчасом як підводні листки старіють і відмирають. Це стосується таких видів, як вех широколистий, а також численних видів стрілолиста. У гетерофільних видів із родини *Nymphaeaceae*: глечики, латаття сніжно-біле та ін. – підводні придонні листки можуть рости й функціонувати взимку, особливо в південних районах Європи, Азії, Північної Америки.

Підводні листки *Proserpinaca palustris* можуть також рости як влітку, так і взимку (при короткому світловому дні – до 8 год), причому форма листків різниться: взимку утворюються сильно розсічені листки. Лише навесні, коли тривалість світлового дня значно збільшується (до 16 год) починається вертикальний ріст стебла, латеральне галуження, і морфологія листка змінюється із сильно розсіченого до цільного з пилкоподібними краями пластинки. Подовження міжвузля та індукція розвитку квіток відбувається одночасно в рослини *P. palustris* (Davis, 1967; Kane, Albert, 1999). На підводному стеблі *P. palustris* навіть при тривалому довгому сонячному дні новоутворені підводні листки мають розсічену форму (Schmidt, Millington, 1968), що дає змогу протистояти опору й тиску води як у стоячій воді, так і в річках – при постійній течії та хвилях (Tsukaye, 2006). Кількість надводних листків у *P. palustris* залежить від кількості недозрілих листків у бруньці. Коли лістковий примордій досягає розміру 500–600 мкм, то п'ять пар послідовних дольок утворюються під час клітинного поділу вздовж маргінального краю меристеми. На цій стадії морфологічні відмінності стають явними. Це спричинює диференціальний характер поділу клітин у лопатях пластинки та в пазусі листка. Ця морфологічна особливість формування надводного листка стає його структурною особливістю (Schmidt, Millington, 1968).

Види підводних макрофітів характеризуються різною стратегією, яка дає змогу їм рости та уникати механічних руйнувань у разі швидких течій річок. Вони мають специфічні структуровані бляшки, які знижують швидкість водної течії навколо листкової пластинки (Sand-Jensen, Mebus, 1996; Sand-Jensen, Pedersen, 1999). Інша ознака, яка дозволяє долати тиск швидкої течії – це збільшення пластичності пагона, що спричиняє мобільність стебла й знижує механічну руйнацію підводних органів при великій швидкості течії води (Usherwood et al., 1997).

На думку Т. Вогеля (Vogel, 1994), пластичність визначається як здатність стебла до суттєвих змін в анатомічній структурі в разі збільшення швидкості течії води та зниження твердості (ригідності) стебла, а також зниження його поперечної площі. Відмінності в ригідності стебла пов'язані з розміром його діаметра та будовою структурних елементів.

Унаслідок проведеного дослідження доведено, що швидкість течії може впливати на ростові показники. М.Р. Богер і М.Е. Паулсон, використовуючи модельну рослину – *Veronica anagallis–aquatica* L., яка є гомофітною рослиною (з одноманітними за формою листками), що може зростати як на мілководді (з повільною течією води), так і на глибоких незатінених місцях річок зі швидкою течією, дослідники показали суттєву залежність ростових показників стебел цього виду від швидкості течії. Коли *V. anagallis–aquatica* зростає в річці з повільною швидкістю течією, у неї є підводні й надводні форми листків і стебел, тоді як при швидкій течії – у рослини виявляється лише підводна форма листків і стебел (Boeger, Poulson, 2003).

Вивчення рослин *V. anagallis–aquatica*, які зростали на глибині близько 58 см (± 1,0%) показало, що в них були надводні й підводні листки. Рослини з підводними листками зростали в місцях, де була велика (19 см/с) швидкість течії й глибина до 66 см; рослини з надводними й підводними листками зростали в місцях, де була мала (2 см/с) швидкість течії при глибині 58 см (Boeger, Poulson, 2003). Встановлено, що площа підводних листків при малій швидкості течії була на 27% більша, ніж площа підводних листків при великій швідкості течії. А от площі надводних і підводних листків при малій швидкості течії практично не відрізалися (табл. 1.5.1). Суха маса та щільність надводних листів були достовірно більшими, ніж такі в підводних листках як при малій, так і великій швидкостях течії. Встановлено, що підводні листки, які зростали на великій швидкості водної течії, мали більшу масу та щільність листків, ніж у підводних листків, які зростали на слабкій течії води (табл. 1.5.1). Ці дослідники встановили, що суха маса та щільність надводних листків були значно вищими, ніж такі в підводних листках (незалежно від швидкості течії). А підводні листки, які зростали при великій швидкості течії, мали значно більшу суху масу та щільність листків, ніж підводні листки, які зростали на малій швидкості течії, тобто швидкість течії суттєво впливала на ці показники (Boeger, Poulson, 2003).

Крім того, анатомічна структура листкових пластинок відрізнилась: у надводних листках була тришарова палісадна паренхіма та чотиришарова губчаста паренхіма. Тимчасом як у підводних листків (незалежно від швидкості течії) палісадна паренхіма, як і продихи – відсутні, а фотосинтезуюча паренхіма була представлена численними (від семи до дев'яти) шарами клітин, розміри яких були значно менші порівняно з розмірами

клітин губчастої паренхіми надводних листків. Усі клітини підводних листків мали ізодіаметричну форму, клітини палісади надводної паренхіми листків – видовжену (Boeger, 1992; 1994; Boeger, Poulson, 2003).

Відмінності виявлені й в анатомічних ознаках стебел. У рослин, які зростали над водою, стебла були довші й мали більший діаметр, ніж стебла підводних рослин. У підводних рослин, які зростали на великій і малій швидкостях течії довжина стебел була на 48 та 43% менша, ніж у надводних рослин. Кількість міжвузлів у стеблах підводних рослин незалежно від течії була меншою (Boeger, Poulson, 2003). Стосовно анатомічних характеристик стебел у перших п'яти апікальних міжвузлів, то відмінності в них такі: ксилема та флоема усіх трьох зразків слаборозвинені, між собою не різнилися. Тим часом, незалежно від швидкості течії, серцевина стебла була зайнята аеренхімою, яка простягалася від одного до другого (сусіднього) міжвузля. Різниця виявлена в радіусі повітряних порожнин, що були більшими в надводних стеблах. Усі ці зміни в структурі листків і діаметрі стебел супроводжувалися більшими (в 1,7–2,9 раза) значеннями вмісту хлорофілів у надводних листках порівняно з підводними листками (з високою та низькою швидкістю води).

ТАБЛИЦЯ 1.5.1. **Структурні ознаки листків і стебел *Veronica anagallis-aquatica*, що зростали в трьох різних габітусах: надводні – при малій швидкості, підводні – при малій і великій швидкості течії води (Boeger, Poulson, 2003)**

Ознака	Рослини з надводними листками, які зростали при швидкості течії ≈ 2 см/с	Рослини з підводними листками, які зростали при швидкості течії ≈ 19 см/с	Рослини з підводними листками, які зростали при швидкості течії ≈ 2 см/с
Площа листка, $см^2$, (n=20)	29,9 ± 1,4	21,4 ± 1,5	30,0 ± 1,4
Площа/суха маса, $мм^2 \cdot мг^{-1}$, (n=10)	22,4 ± 3,9	79,9 ± 14,8	149,7 ± 10,2
Суха маса, мг, (n=10)	123,0 ± 10,9	30,6 ± 2,8	21,3 ± 1,3
Щільність, $мг \cdot мм^{-3}$, (n=10),	23,9 ± 1,6	3,7 ± 0,3	2,3 ± 0,2
Товщина листка, мкм (n=10)	520,2 ± 15,2	287,6 ± 10,4	324,6 ± 12,9
Загальна довжина стебла, см, (n=20)	86,9 ± 5,2	45,9 ± 3,3	50,0 ± 1,2
Вміст хлорофілу, $нМ \cdot см^{-2}$, (n=5)	36,9 ± 1,5	20,6 ± 1,3	12,8 ± 0,8

Отже, структура листків *V. anagallis-aquatica* подібна до структури підводних і надводних листків інших видів водних рослин і свідчить про фенотипічну пластичність листків цього виду (Sculthorpe, 1967; Sand-Jensen, Frost-Christensen, 1999). Структура надводних листків подібна до листків світлового типу, які зростають при високій освітленості (Givnish, 1987; Chazdon, Kaufmann, 1993). Листки, що зростають за великої освітленості, як правило, утворюють кількашарову палісадну паренхіму, яка надзвичайно легко розподіляє спрямоване світло в середині листка, а також світлову енергію для найоптимальнішої швидкості фотосинтезу в листку (Donahue 1991; Vogelmann, 1994). За структурою підводні листки, як з високої та низької швидкостях течії, подібні до листків затінених суходільних рослин. Форма клітин і невелика товщина листкової пластинки пов'язані з малою швидкістю фотосинтезу, оскільки підтримання слабкої фотонної радіації (потоку фотонів) може бути ефективно утилізованим лише тонкими листковими пластинками (Thompson et al., 1992). Вивчення затінених листків *Thermopsis montana* дає змогу припустити, що губчаста паренхіма мезофілу в таких листках збільшує абсорбцію світла, тому що посилюється внутрішнє світлове розсіювання (Donahue, 1991; Vogelman, 1994). У листках суходільних рослин у разі високої інтенсивності освітлення площа листків зменшується, що потрібно для консервації (збереження) води й зниження її транспірації (Taiz, Zeiger, 1998).

Проте, надводні листки *V. anagallis-aquatica* за розмірами подібні до підводних листків особин, що ростуть там же, де низькі течії. Відмінності є між площами суходільних і водних рослин: очевидно, це пов'язано з інтенсивністю освітлення у воді (для водних рослин) та на землі (для суходільних рослин) (Boeger, Poulson, 2003). Відомо, що листки наземних рослин експонуються за значної освітленості, причому, часто в умовах водного дефіциту (Maberly, Spence, 1989).

Наявність продихів у надводних листках *V. anagallis-aquatica* підтверджує саме цю гіпотезу. За наявності водного дефіциту та дуже високої освітленості листки суходільних рослин стають, як правило, товстими й належать до амфістоматичного типу. Продихи на обох поверхнях листків спостерігаються в листків рослин із високою фотосинтетичною здатністю та незначною відстанню між фотосинтезуючими клітинами та епідермісом, що полегшує поглинання CO_2 (Parkhurst, 1978; Mott, Michaelson, 1991).

Велика листкова поверхня підводних рослин за низької течії схожа або подібна до такої в рослин *V. anagallis-aquatica*, які зростали в місцях, де течія була дуже швидка. Це може бути пов'язано з потребою у великій поверхні листків для газового обміну. Поверхня підводних листків має

оптимальні функціональні можливості до дифузії газів, які розчинені в оточуючих шарах води, і як вважають дослідники, вміст CO_2 виснажується швидко навколо листка під час фотосинтезу (Madsen, Breinholt, 1995). І тільки тонкий листок може відповідати на слабкий потік CO_2 всередину пластинки, у якій слабкий потік вуглекислого газу корелює зі зниженим функціонування фотосинтезу (Black et al., 1981). Велика швидкість водної течії індукує морфологічні та анатомічні зміни в підводних рослинах. *V. anagallis-aquatica.* Її пластинка може злегка піддаватися руйнації, саме невеликі й тонкі листки спостерігаються в підводних рослинах, що впливає на зниження гідравлічної резистентності (Fox, 1996; Schutten, Davy, 2000). Незважаючи на те, що підводні листки, які зростають за великої швидкості течії, мають більшу суху масу, ніж підводні листки, котрі зростали за повільної швидкості води, механічна дія течії не руйнує такі листки. Можливо, що їхні клітини стають більш компактними і меншими за розмірами за аналогією таких, які описані у листків суходільних рослин за дії механічних чинників – таких як вітер (Lecoeur et al., 1995; Lu, Neumann, 1998).

Відмінності в SLA (відносна площа листка на одиницю сухої маси) пов'язані з анатомічними відмінностями листків. У надводних листках виявлені більші товщина пластинки та суха маса (Niinemets, 1999). Автор не помітив достовірної статистичної відмінності між величиною SLA надводних і підводних листків. Подібне явище спостерігав Х. Ліхтенталер у листках світлового типу (sun leaves) суходільних рослин (Lichtenthaler et al., 1981). Для листків водних рослин, що зростали на великій швидкості течії, SLA статистично відмінна від таких значень у листків рослин на малій швидкості течії, оскільки в них більша суха маса та менша площа листка.

Відмінності в щільності листків також пов'язані з анатомічною структурою. Відомо, що в надводних листків (порівняно з підводними) товщина пластинки й суха маса більші, що спричиняє збільшення щільності листків (Niinemets, 1999). У суходільних рослин щільність посилюється в тих листках, у яких збільшується товщина та зменшується площа, що характерно для листків світлового типу суходільних рослин (Marques et al., 2000). Морфологічні відмінності, які були описані в стеблах *V. anagallis-aquatica* – збільшення довжини та діаметра стебла в міжвузлях надводних рослин – є наслідком того, що їхні стебла плавають. Це привело до збільшення корової серцевинної аеренхіми та розвитку серцевинних порожнин у апікальному та проміжних міжвузлях. Подібна анатомічна характеристика відзначена й іншими дослідниками на інших видів рослин (Boeger, 1994; Usherwood et al., 1997). Відсутність центральної порожнини

в міжвузлях, які є в основі стебла *V. anagallis–aquatica,* можна пояснити тим, що саме нижнє міжвузля заякорене й найменше коливається при течії води (Usherwood et al., 1997).

Стосовно підводних стебел у *V. anagallis–aquatiaca,* то за великої швидкості течії, остання є стресовим механічним чинником для структури стебла, що й спричиняє укорочення його довжини та зменшення діаметра міжвузлів. Саме невеликий розмір рослини свідчить про її потребу в збільшенні еластичності за дії високої течії. Це й спричиняє стійкість стебла до механічних пошкоджень за дії швидких течій (Schutten, Davy, 2000). Підводні особини вероніки в разі повільних течій мають структуру стебла, подібну до структури стебла рослин, які зростають у місцях де повільні течії: аеренхіма стебла забезпечує його плавучість і галуження.

Низький вміст хлорофілу на одиницю площі в підводних листків порівняно з надводними корелює зі значеннями SLA для підводних листків вероніки та інших видів (Nielsen, Sand–Jensen, 1989; Nielsen, 1993). Крім того, підводні листки мають меншу товщину (Nielsen, Sand–Jensen, 1989) як за великої, так і повільної течії. Відмінності у вмісті хлорофілів серед різних типів листків вероніки було опосередковане й освітленістю, коли надводні листки отримували стільки світла як і звичайні листки світлового типу. Відомо, що для надводних листків гідрофітів характерні велика швидкість фотосинтезу, яка опосередкована високим вмістом хлорофілів (Nielsen, Sand-Jensen, 1989; Nielsen, 1993), високим вмістом білка Рубіско та підвищеною його активністю (Beer et al., 1991), а також високою здатністю доступу CO_2 (Madsen, Breinholt, 1995; Sand-Jensen, Frost-Hristensen, 1999). Відмінності, які виявлені в підводних листків за великої швидкості течії, можуть бути пов’язані з впливом течії як стресора (Madsen et al., 1993);, можливо, течія змінює дифузію CO_2, що спричиняє зниження ефекту оточуючого шару (Madsen, Sondergaard, 1983; Madsen et al., 1993; Carr et al., 1997). У нашому випадку, надводні листки мають підвищену швидкість фотосинтезу та більше хлорофілу аналогічно тому, як це відбувається в листків світлового типу, для яких для яких характерна висока активність Рубіско та висока активність інших фотосинтезуючих ферментів (Salvucci, Bowes, 1982; Maberly, Spence, 1989; Beer et al., 1991).

Отже, результати досліджень дають змогу припустити наявність взаємозв’язку чинників оточуючого середовища – таких як концентрація CO_2, гідравлічний стрес, вплив освітленості – з ознаками морфології, анатомії та фізіологічними параметрами *V. anagallis-aquatica*. Виявлена мінливість структури листків допомагає цій екоформі рослини нормально функціонувати при різних швидкостях течії води та на різних глибинах занурення.

Причинами листкового диморфізму у водних рослин можуть бути й зміни величини тургору клітин та зміни в клітинному розтягуванні на фоні дії абсцизової кислоти (Deschamp, Cook, 1983; Lin et al., 2005). М.Е. Кан показав, що додавання АБК до водного середовища, в якому зростав гідрофіт *Myriophyllum heterophyllum* Michx., призвело до появи у вегетативно–ювінільній фазі рослини надводних повітряних листків, які відрізнялися від підводних меншою довжиною епідермальних клітин, появою продихів, збільшенням товщини кутикули. На початку таких перетворень тургор у клітинах суттєво змінювався (Kane , 1984).

У водної рослини *Callitriche sp*. гетерофілія листків проявлялася в різній морфології листків. Зміни тургору клітин у разі такого метаморфозу автори уявляють як біофізично–механічну дію, що впливає на відбір листкової форми в контрольованих умовах, які для рослини імітують природні умови (Deschamp, Cooke, 1983; Lin et al., 2005).

1.6. АНАТОМІЧНА БУДОВА ЛИСТКІВ І СТЕБЕЛ ГЕТЕРОФІЛЬНИХ РОСЛИН

При природному зниженні рівня води в озерах і річках частини стебел водних рослин опиняються над водою, і тоді на надводному короткому стеблі можуть формуватися повітряні листки, які суттєво відрізняються від підводних листків за морфолого-анатомічними параметрами. Так, у видів *Potamogeton anguillantus, P. perfoliatus, P. malaianus* і гібридів *P. anguillantus* після «виходу» стебла з води надводні листки відрізнялися від підводних наступними ознаками: появою листкового черешка, зменшенням довжини листкової пластинки в кілька разів, збільшенням майже вдвічі товщини листкової пластинки, появою продихів на адаксіальній та абаксіальній поверхнях (Iida et al., 2009).

Таким чином, було встановлено, що фенотипічні зміни форми та структури листків при переході з води на повітря опосередковані змінами оточуючого середовища. Відмінності в анатомічній будові підводних і надводних листків, а також стебел гетерофільних рослин за деякими ознаками є типовими для багатьох видів вищих водних рослин. Гетерофілія супроводжується змінами в анатомічній будові листків, крім того відмічено, що анатомічна будова підводних і надводних пагонів у рослин, для яких характерна гетерофілія, також різниться.

ЛИСТКИ. У водних гетерофільних рослин надводні, плаваючі та підводні листки характеризуються різним типом будови мезофілу та епідерми. Зі збільшенням ступеня (глибини) занурення листків у воду відбувається зміна типів мезофілу: ізопалісадний → дорзовентральний → гомогенний. Ізопалісадний тип мезофілу характеризується наявністю палісадної паренхіми під верхнім і над нижнім епідермісом, між шарами палісади знаходиться губчаста паренхіма. Тип структури мезофілу та його кількісна характеристика обумовлені умовами середовища, насамперед світловим чинником (Ронжина, Пьянков, 2001). Надводні та плаваючі листки гідрофітів, які зростають в умовах достатнього та високого освітлення, звичайно мають дорзовентральний тип анатомічної будови із двома–трьома шарами палісадної тканини, наприклад у надводних листків стрілолиста та глечиків. Ізопалісадний тип анатомічної будови, за якої в листках не диференціюється палісадна паренхіма, а мезофіл представлений однотипними округлими клітинами, виявлений у двох видів (*Typha latifolia, T. angustifolia*). Рослини цієї групи під час пересихання водойм можуть зазнавати дефіциту вологи, а ізопалісадна паренхіма в такі періоди може виявитися корисним екологічним пристосуванням (Ронжина, Пьянков, 2001).

У більшості підводних листків гетерофільних рослин листкові пластинки характеризуються ізолатеральним типом анатомії з недиференційованим мезофілом, меншою товщиною пластинки та відсутністю продихів порівняно з надводними листками. Ці ознаки характерні для таких рослин, як *Nuphar lutea, Sagittaria sagittifolia, Potamogeton natans, P. fluitans* та ін.

У деяких видів, зокрема *Ludwigia repens* та *Sium latifolium,* товщина підводних та надводних листкових пластинок майже не відрізняється, однотипна анатомія пластинки (Little, 2003; Недуха, 2004). Водночас, інші ознаки – такі, як щільність продихів на верхній поверхні листків і кількість зерен крохмалю в хлоропластах листків – достовірно були вищими в надводних листках (табл. 1.6.1).

Потрібно відмітити, що індекс гетерофілії (ІГ), який є величиною відношення довжини листка до його ширини (Young, Horton, 1985), у підводних листків значно більший, ніж у надводних. ІГ у підводних листків під час їхнього зростання постійно збільшується. Так, у підводних листків *Ranunculus flabellaris* (Woodvine, 1999; Woodvine, Dengler, 1999) цей індекс підвищувався під час їхнього росту: у повітряних листків з дванадцятої до двадцять четвертої доби величина ІГ змінювалася від п'яти до десяти; а в підводних листках за цей період вона збільшувалася від п'яти до двадцяти п'яти.

Акліматизацію листків до підводних умов існування можна прослідити на справжніх гідрофітах (Bruni et al.,1996; Wells, Pigliucci, 2000; Frost-

Christensen et al., 2003), зокрема на листках *Rumex palustris* (Mommer et al., 2005). Листки цієї рослини, які розвиваються під водою, на 20% тонші, ніж надводні, мають у 10 разів менше запасного крохмалю, ніж надводні листки, й характеризуються збільшеною відносною поверхнею листка (відношення площі/до сирої маси, $м^2 \cdot гр^{-1}$), що вказує на велику поверхню стосовно маси листка. Вищезазначені ознаки сприяють акліматизації та підтримують стійкість рослин до підводного існування, за якого CO_2 транспортується безпосередньо у фотосинтезуючі епідермальні клітини шляхом дифузії крізь зовнішні оболонки епідермісу. Величина дифузії CO_2 в підводних листках *Rumex palustris* дуже відрізняється від величини у надводних листках (Mommer et al., 2005); асиміляція CO_2 в підводних листках цієї рослини та інших гідрофітів дуже висока порівняно із надводними листками (He et al., 1999; Boeger, Poulson 2003; Mommer et al., 2006, *a*; 2006, *b*).

Вивчення анатомо–функціональних ознак надводних, плаваючих і підводних листків численних видів гідрофітів дало змогу російським ученим виявити залежність певних ознак від виду та умов його зростання, спільні та відмінні видові ознаки (Некрасова и др. 2003). Досліджуючи рослини з річок Сисерть та Ісеть Свердловської обл. Росії автори показали, що надводні листки у фазі цвітіння (*Ranunculus gmelini DC, Ranunculus sceleratus, Typha angustifolia* L., *Typha latifolia* L. та ін.) характеризувалися дорзовентральним типом анатомічної будови, великою кількістю хлоропластів на одиницю площі листка (17,4 ± 0,28) (Некрасова и др., 2003).

ТАБЛИЦЯ 1.6.1. **Анатомічна характеристика підводних та надводних листків *Ludwigia repens* (Little , 2003)**

Параметр	Листки	
	надводні	підводні
Товщина листкової пластинки, мм	0,16 ± 0,02	0,18 ± 0,03
Кількість шарів палісади	один	один
Кількість шарів губчастого мезофілу	4-5	4-5
Щільність продихів (на 1 $мм^2$):		
на верхній епідермі	163 ± 35	95 ± 22
на нижній епідермі	181 ± 48	25 ± 11
Щільність крохмалю (на 1 $мм^2$)	5200 ± 900	3100 ± 400
Щільність кристалів (на 1 $мм^2$):		
рафіди	8 ± 5	6 ±2
друзи	7 ± 4	7 ± 7

У гідрофітів із плаваючими листками (*Nuphar lutea, N. pumila* (Timm.) DC, *Potamogeton natans, Ranunculus sceleratus* та ін.) тип анатомічної будови

пластинки був як дорзовентральний, так і гомогенний, середнє значення числа хлоропластів на одиницю площі листка було меншим (10,20 ± 0,18) порівняно з надводними листками (Некрасова и др., 2003).

Водночас, у підводних листках гідрофітів (як гетерофільних, так і гомофільних вищих водних рослин), зокрема в *Nuphar lutea, Potamogeton alpinus* Balb., *P. compresus* L., *P. crispus* L., *P. lucens, P. pectinatus* L., *P. perfoliatus* L., *P. pusillus* L. та ін., середнє значення числа хлоропластів на одиницю площі підводного листка дорівнювало 3,10 ± 0,05 (це майже в п'ять разів менше порівняно з надводними листками), а середнє значення вмісту хлорофілу на хлоропласт було вищим, ніж у надводних і плаваючих листків (Некрасова и др., 2003).

Досліджуючи анатомію суходільних і підводних листкових пластинок осоки (*Eleocharis vivipara* Link) та використовуючи обробку абсцизовою кислотою, О. Уено зі співавторами (Ueno, 1996, *a*; *b*; Ueno et al., 1998) описали структуру обгортки провідних пучків і клітин мезофілу. У результаті виявилося, що листки суходільних форм мали Кранц–анатомію й три типи провідних пучків. Зовнішня обгортка паренхімних клітин містила невеликі хлоропласти, що функціонували як хлоропласти мезофілу. Середній пучок та його обгортка не мали хлоропластів. А внутрішній пучок містив кранц–клітини з добре розвиненими гранальними хлоропластами та великими мітохондріями. Тобто структурні особливості клітин листків відображали біохімічну характеристику C_4-типу рослин (Ueno, 1996, ***a***).

Тим часом підводні листки цього виду осоки мали великі повітряні порожнини між мезофілом та епідермісом. Провідні пучки були дуже маленькими й характеризувалися менш щільним розподілом порівняно із суходільними формами листків. Кранц–анатомія редукована за кількістю та розміром клітин, клітини містили невелику кількість органел. Хлоропласти редукованих Кранц–клітин були меншими, ніж у суходільної осоки. Така анатомічна характеристика типова для підводних листків гідрофітів. Коли ж підводну форму осоки помістили у воду з додаванням 5 мікро моль АБК, то через тиждень з'явилися нові листки зі структурою, подібною до структури надводних листків (суходільної форми). Пучки обгортки таких новоутворених листків нагадували обгортку суходільних листків. Кранц–клітини були добре розвинені й містили велику кількість хлоропластів, мітохондрій і пероксисом, які за своєю структурою подібні до органел Кранц–клітин суходільних листків. Хлоропласти великі, мали грани, а розмір хлоропластів більший, ніж у хлоропластів Кранц–клітин підводних листків. Епідерміс цих листків містив продихи, які не функціонували, тобто в підводних листках у разі додавання АБК відбувалась зміна в анатомічній будові та ультраструктури клітин. Слід зауважити, що

листки, сформовані ще до обробки АБК (старі, а не новоутворені), ставали бурими й гинули (Ueno, 1998).

Світлооптичне дослідження надводних і підводних листків *Trapa natans* (Bercu, 2004) показало, що їхня анатомічна будова сильно різнилася. Надводні листки мали типову одношарову верхню та нижню епідерми. Продихи були лише на верхньому епідермісі надводних листків. На нижньому епідермісі – багато трихом. Мезофіл мав палісадну та губчасту паренхіми: 2–3–шарова палісадна та одно– двошарова губчаста паренхіма. У порожнинах продихів виявляли друзи (кристали оксалату кальцію) (Batanouny, 1992). Між клітинами губчастої паренхіми були великі повітряні порожнини. Провідна система представлена невеликими провідними пучками. Листковий черешок надводних листків покритий тонкостінним епідермісом, у клітинах епідермісу містяться хлоропласти. Гіподерма має 5–6 шарів клітин (у вузькій зоні черешка), клітини гіподерми компактні, за гіподермою йде аеренхіма, яка містить кристали оксалату кальцію. Поперечні зрізи підводних розсічених листків *Trapa natans* мають дуже просту анатомічну будову: епідерміс, кору та провідний пучок. Кора складається із 8–9 шарів паренхімних клітин. Невеликі повітряні порожнини є серед паренхімних клітин кори. Вони дуже маленькі й нагадують порожнини, подібні до таких у *Vallisneria spiralis* L. (Bercu, Fagaras, 2002) та в *Myriophyllum verticillatum* L. (Serbanescu-Jitariu, Torna, 2002). Кора й ендодерма складалися лише з одного шару клітин. Провідна система складається із ксилеми та флоеми, які оточують перицикл. Флоема сформувалася з метафлоемних судин, які спрямовані до ксилеми, та протофлоемних судин. Тобто, підводні листки *Trapa natans* за анатомією нагадували структуру коренів, у яких ксилемні елементи були редуковані, а перицикл мав лише один шар клітин (Bercu, 2004).

Л. Момер зі співавторами (Mommer, et al., 2007) також здійснили дослідження з використанням *Rumex palustris* для вивчення його стійкості до затоплення. Відповідно до реакції гідрофітів на повне затоплення можна припустити, що стійкість органів до затоплення в нетолерантних видів може частково відбуватися за типом водних гетерофільних рослин. Дослідники висунули гіпотезу, що реакція листків і стебел на повне затоплення залежить від стійкості виду до нього. Підтвердженням цього є індукція певних ознак – збільшення ваги рослини й аеренхіми та зниження відношення площі/маси листка (Mommer et al., 2006, ***a***). Л. Момер зі співавторами (Mommer et al., 2007) застосувала мікроелектродне визначення кисню для оцінки підводного газообміну під час затоплення дев'яти видів, які вирізняються стійкістю до нього. Вміст внутрішнього кисню вимірювали в листкових черешках, оскільки до них кисень надходив з оточуючого шару води та під час фотосинтезу на світлі. Дослідже-

ня проводилися в комплексі з вивченням морфології та анатомічних ознак адаптації, які недавно були ідентифіковані за зміни підводного газообміну (Mommer et al., 2005).

У цих експериментах Л. Момер зі співавторами (Mommer, et al., 2007), використовувала види рослин, стійкі або нестійкі до затоплення, які зростали на луках біля річки Рейн (у Нідерландах). Види рослин відбирали з різних родин дводольних. Дослідники встановили залежність пластичності ознак від генотипу та фенотипу рослини. До стійких відносили види, які затоплювалися більше, ніж на 100 – 150 діб протягом року (Voesenek et al.,2004), до нестійких – види, що затоплювалися менше двох діб на рік. Усі рослини вирощували з насіння, крім виду *Potentilla reptans*. Рослини зростали в спеціальних камерах з освітленням 250 мкМ квантів м$^{-2}$·с$^{-1}$, 16 год. освітлення/8 год. – темрява, при температурі + 20°С. Через 32 доби зростання рослини заливали водним розчином Хохланда на 21 добу, за умови зниження удвічі освітлення.

Особливої уваги заслуговують досліди, проведені на порівнянні анатомічних ознак і фізіологічних показників у водних і суходільних видів, що зростали на ґрунтах з різною вологістю (табл. 1.6.2). Виміри вмісту кисню в черешках через 21 добу затоплення показали, що його вміст у видів рослин, що зростали у воді, порівняно з видами, що зростали на суходолі, підвищувався. У всіх видів, використаних у дослідах, були вивчені анатомічні ознаки й об'єм аеренхіми (табл. 1.6.3).

ТАБЛИЦЯ 1.6.2. **Список видів, які використовували в експерименті з вивчення стійкості до затоплення (Voesenek et al., 2004)**

Вид	Родина	*	Габітус	Частота затоплення	Ґрунт
Achillea millefolium L.	*Asteraceae*	Н	Луки піщано-глиняні	Майже ніколи	Сухий
Daucus carota L.	*Aplaceae*	НС	Луки	Зрідка	Дуже сухий
Mentha aquatica L.	*Lamiacaea*	СС	Піщані/ заболочені землі	Часто	Заливний
Oenanthe aquatica L. Poir	*Aplaceae*	Н	Піщані/ заболочені	Часто	Заливний
Potentilla reptans L.	*Rosaceae*	С	Заболочені землі	Середнє	Водно–сухий

Продовження табл. 1.6.2

Вид	Родина	*	Габітус	Частота зато-плення	Ґрунт
Potenthilla verna L.	*Rosaceae*	Н	Затоплювані луки	Зрідка	Дуже сухий
Rumex palustris Sm.	*Polygonaceae*	Н	Піщані луки	Дуже часто	Вологий
Rumex thyrsiflorus Fing.	*Polygonaceae*		Мул на мілководді	Зрідка	Сухий
Salvia pratensis L.	*Lamiacaea*		Мул на мілководді	Майже ніколи	Дуже сухий

Позначення *: Н – види, нестійкі до затоплення;
С – види, стійкі (толерантні) до затоплення

ТАБЛИЦЯ 1.6.3. **Об'єм аеренхіми в листках толерантних і нетолерантних до затоплення видів. Вимірювання здійснені після затоплення (Mommer et al., 2007)**

Вид	**Об'єм** (%) аеренхіми в листковій пластинці в різних умовах зростання рослини (n = 6–10)		**Об'єм** (%) аеренхіми в черешку листка в різних умов зростання рослини (n = 6–10)	
	на суходолі	під час затоплення	на суходолі	під час затоплення
Achillea millefolium L	21,0 ± 1,5	2,6 ± 5,1	10,6 ± 1,7	6,7 ± 0,3
Daucus carota L.	20,3 ± 2,1	6,9 ± 0,8	8,5 ± 1,7	5,1 ± 1,1
Mentha aquatica L.	24,0 ± 1,6	21,1 ± 1,6	9,9 ± 0,7	4,5 ± 1,3
Oenanthe aquatica L. Poir	14,6 ± 1,6	13,4 ± 3,3	41,3 ± 1,4	36,6 ± 1,9
Potentilla reptans L.	14,1 ± 2,7	13,0 ± 3,1	13,4 ± 3,2	7,7 ± 2,2
P. verna L.	20,6 ± 2,3	2,4 ± 2,3	11,7 ± 3,2	1,3 ± 0,6
Rumex palustris Sm.	24,5 ± 0,4	21,9 ± 1,0	22,7 ± 0,9	24,0 ± 0,5
R. thyrsiflorus Fing.	17,5 ± 0,9	13,6 ± 1,5	9,8 ± 0,8	8,3 ± 0,8
Salvia pratensis L.	19,9 ± 0,3	Листки не сформувалися	4,0 ± 0,1	Листки не сформувалися

Встановлено, що черешки листків і листкові пластинки водних рослин були тонші, мали тонші клітинні оболонки, тоншу кутикулу й велику поверхню листків на одиницю біомаси порівняно з такими ознаками повітряних листків.

У нестійких до затоплення видів відповідна реакція-відповідь була більш виразною, особливо це стосувалося товщини епідермальних клітинних оболонок. Автори зробили висновок, що толерантні до затоплення рослини постійно мають тонкі клітинні оболонки в епідермісі листків. Однин із найстійкіших до затоплення видів – *Oenanthe aquatica* не виявив такої пластичності ні в товщині листка, ні в товщині клітинних оболонок. Очевидно, це пов'язано з тим, що цей вид може постійно перебувати в затоплених умовах. Виміри вмісту кисню в черешках листків, стійких до затоплення видів, показали, що надходження кисню з води в черешок, було значно меншим порівняно з таким у нестійких до затоплення видів. Вміст аеренхіми також збільшувався під час затоплення, причому залежно від стійкості до даного чинника (табл. 1.6.3).

Отже, була доведена залежність стійкості листків до затоплення від вмісту кисню, який надходив у стебла досліджуваних видів. Виявлено, що здатність до пластичних змін під час затоплення може індукувати стійкість рослин (до даного чинника), яка корелюється змінами вмісту кисню. У нестійких видів вміст кисню був меншим у верхній частині черешків, ніж у видів, толерантних до затоплення.

Акліматизація рослин також залежала від довжини черешка. У стійких видів, які при затопленні перебували в темноті (вночі), вміст кисню був вищим, ніж у нестійких до затоплення видів. Це дало змогу допустити, що листки стійких видів мають переваги, які їм надані за генотипом та фенотипом. Тривалість життя листків суходільних рослин коротший у нестійких видів порівняно зі стійкими до затоплення видами (Mommer et al., 2006, *a*), проте фотосинтетична продуктивність водних листків є значно нижчою в нестійких, ніж у стійких видів (Mommer, Visser, 2005). Пластичність підводних листків повинна розглядатися як прерогатива для підводного існування. Важливим чинником стійкості до підводного функціонування є внутрішня аерація, наявна в стійких до затоплення видів. Така аерація з'являється й у нестійких видів. Як вже відмічалося, інтенсивність освітлення впливає на анатомо–структурні ознаки листкових пластинок гідрофітів (Wells, Pigliucci, 2000). Порівняння анатомічних ознак у суходільних і водних рослин, яким характерна гетерофілія, та звичайних суходільних рослин (яким гетерофілія не характерна), показали наявність як спільних, так і відмінних ознак (табл. 1.6.4.).

ТАБЛИЦЯ 1.6.4. **Ознаки відповіді суходільних і гетерофільних водних рослин на інтенсивність освітлення (Wells, Pigliucci, 2000)**

Ознака	Реакція листків суходільних рослин на зниження інтенсивності освітлення	Реакція листків гетерофільних водних рослин на зниження інтенсивності освітлення
Площа листка	Збільшилася	Збільшилася
Товщина листка	Потоншилася	Потоншилася
Краї листкової пластинки	Зменшилися на лопаті та зубчастість	Змінилися, більш лінійні або лопатеподібні
Частота продихів	Знизилася	Знизилася
Мезофіл	Знизилася кількість шарів палісади та зменшилася висота клітини	Редукція мезофілу до повної відсутності шару палісади
Жилкування	Знизилася щільність жилок	Знизилася щільність жилок
Кутикула	Збільшилася	Знизилася або ж відсутня
Епідермальні клітини	Збільшилися, з великими хвилеподібними краями	Збільшилися, довгі та вузькі
Локалізація хлоропластів	Розташовані в мезофілі, зрідка - в епідермісі	Розташовані в основному в епідермісі

Встановлено, що швидкість течії також впливає на деякі показники підводних листків: їхню площу, масу та вміст фотосинтезуючих пігментів. Саме тонкий листок може реагувати на слабке надходження CO_2 всередину листкової пластинки, в якій слабкий потік вуглекислого газу корелює зі зниженим функціонуванням фотосинтезу (Black et al., 1981; Madsen, Breinholt, 1995). Посилення швидкості течії спричиняє зниження товщини підводних листків, збільшення їх щільності (кількості), зниження площі та зростання вмісту хлорофілу (Boeger, Poulson, 2003).

1.6.1. Листки *Sium latifolium*

Для рослин веху широколистого (*S. Latifolium*), що зростав у воді (у фазі вегетативного росту в травні), характерна гетерофілія (рис.1.6.1.1; див. вставку VIII).

Підводні листки двічі– тричіпірчасторозсічені, з тонкими частками першого, другого й третього порядків. Листкові частки ниткоподібні або шилоподібні. Розсіченість досягала центральної жилки. «Перехідні» листки, пластинка яких була над водою, а черешок у воді, за розсіченістю подібні до підводних листків. Розмір листків був більший, ніж підводних листків (табл. 1.6.1.1). Довжина і ширина листкових пластинок також були більші, ніж у підводних листків. Надводні листки пірчасторозсічені.

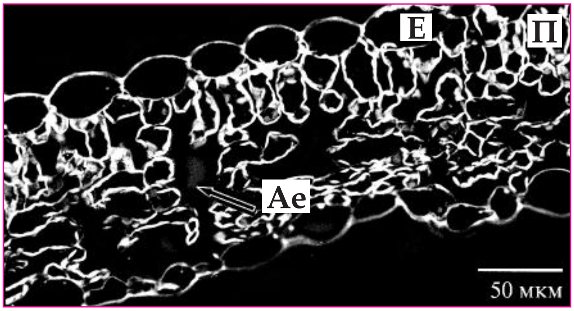
Надводні листки. Листкові пластинки характеризувалися дорзовентральним типом анатомічної будови: між верхнім і нижнім епідермісом розміщувалась одношарова палісадна паренхіма та 4–5 шарів губчастої паренхіми (рис. 1.6.1.2, *а*). Товщина листків становила близько 160 мкм. Овально витягнуті клітини верхнього епідермісу щільно прилягали одні до одних, мали потовщену зовнішню оболонку. Висота клітин була меншою за ширину (табл. 1.6.1.1). Клітини одношарової палісадної паренхіми циліндричної форми, висота їх майже удвічі більша за ширину. Відзначена гетерогенність у щільності цих клітин: 4–5 щільно розміщених клітин палісади чергувалися з аеренхімою, яка могла простягатися від верхнього до нижнього епідермісу; ширина тяжів коливалася від 50 до 160 мкм. Хлоропласти розміщувалися по периметру клітин палісади. Середня кількість хлоропластів на зрізі клітини становила 9,5 ± 0,4.

Клітини губчастої паренхіми мали різну форму: округлу, овальну чи неправильну. Клітини, що розташовувалися біля палісадної паренхіми, були більші, ніж клітини, розміщені поблизу нижнього епідермісу. Середня висота клітин менша за їхню ширину (табл. 1.6.1.1). Хлоропласти розміщувалися по периметру клітини, їхня кількість на зрізі клітини була меншою в 1,5 раза, ніж у клітинах палісади. За формою та розмірами клітини нижнього епідермісу були подібні до клітин верхнього.

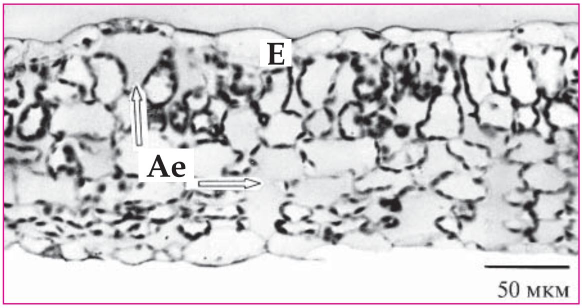
ТАБЛИЦЯ 1.6.1.1. **Морфолого–анатомічні параметри листків *Sium latifolium* L.**

Ознака	Листки		
	надводні	«перехідні», пластинка яких була над водою, а черешок – у воді	підводні
Форма листкової частки	Пірчасто-розсічена	Тричіпірчасто-розсічена	Тричіпірчасто-розсічена
Будова листкової пластинки	Дорзовен-тральна	Дорзовен-тральна	Дорзовен-тральна
Розмір листкової пластинки, мм:			
довжина	118 ± 3,4	114,4 ± 4,2	81,2 ± 1,2
ширина	74 ± 2,4	51,3 ± 0,8	38,6 ± 1,3
Товщина листкової частки, мкм	158 ± 4,6	157 ± 16	140 ± 3
Розмір листкової частки, мм:			
довжина	31,6 ±1,3	51,2 ± 0,8	16,1 ± 0,6
висота	17,9 ± 0,6	14,7 ± 2,3	13,2 ± 0,2
Розмір клітин верхнього епідермісу, мкм:			
висота	25,4 ± 0,8	20,2 ± 0,7	17,2 ± 0,6
ширина	41,3 ± 1,7	40,5 ± 1,4	30,1 ± 1,6
Розмір клітин палісадного мезофілу, мкм:			
висота	35,9 ±1,0	34,0 ± 0,6	34,6 ± 1,2
ширина	17,1 ± 0,4	26,3 ± 5,5	19,1 ± 0,9
Розмір клітин губчастої паренхіми, мкм:			
висота	15,2 ± 1,1	20,4 ± 1.2	16,1 ± 0,8
ширина	31,2 ± 24	24,0 ± 2,3	24,9 ± 1,6
Розмір клітин нижнього епідермісу, мкм:			
висота	23,0 ± 0,9	18,2 ± 0,9	14,2 ± 0,4
ширина	37,7 ± 1,7	30,7 ± 2,2	24,5 ± 1,2

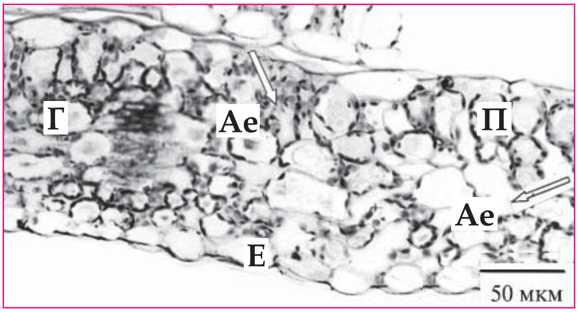
«Перехідні» листки, черешок яких був у воді, а пластинка – над водою. Анатомічна структура перехідних листкових пластинок, їхня товщина, а також розміри клітин епідермісу та мезофілу були ідентичні таким у надводних листків (рис. 1.6.1.2, *б*). Ширина повітряних порожнин становила 20 – 50 мкм; аеренхіма розміщувалася від верхнього до нижнього епідермісу. Кількість хлоропластів на зрізі клітини палісади становила 10,1 ± 0,1, клітини губчастого мезофілу – 6,5 ± 0,3.



а



б



в

Рис. 1.6.1.2. Поперечні зрізи листкових пластинок повітряно-водних рослин *Sium latifolium*: *а* – надводний листок, *б* – «перехідний» листок, черешок якого був у воді, а пластинка – над водою; ***в*** – підводний листок. Стрілками вказані повітряні порожнини (аеренхіма). Матеріал зібрано в озерах у Конча-Заспі (під Києвом). Позначення: Ае – аеренхіма, Г – губчаста паренхіма, Е – епідерміс, П – палісадна паренхіма

Підводні листки. Листкові пластинки, занурені у воду, мали структуру дорзовентрального типу: містили одношаровий верхній і нижній епідерміс, одношарову палісадну паренхіму та 4–5 шарів губчастої паренхіми (рис. 1.6.1.2, *в*). Товщина листків становила близько 140 мкм. Овальновитягнуті клітини адаксіального епідермісу без трихом, щільно прилягали одні до одних, мали потовщену зовнішню оболонку. Висота клітин майже удвічі менша за ширину.

Клітини одношарової палісадної паренхіми циліндричної форми, висота їх також більша за ширину. Відмічена гетерогенність у щільності цих клітин: 4–5 щільно розміщених клітин палісади чергувалися з аеренхімою, яка могла протягуватися від верхнього до нижнього епідермісу. Ширина тяжу аеренхіми коливалася від 10 до 40 мкм. Кількість хлоропластів у клітинах палісади й губчастої паренхіми була ідентична таким у надводних листках. За формою клітини нижнього епідермісу подібні до клітин верхнього, проте їхня висота та ширина менші.

Таким чином, проведений структурний аналіз листкових пластинок *S. latifolium* показав, що його підводні та надводні листки характеризувалися дорзовентральним типом анатомії, подібно до такого в листках вищих водних рослин, зокрема *Alisma plantago–aquatica* L., *Caltha palustris, Comarum palustris* L., та ін. Вони відрізнялися також від ізолатерального типу анатомії листків у *Callitriche palustris* L., *Ceratophyllum demersum* L. і *Nuphar lutea*, у яких листки росли під водою (Горышина, 1989; Некрасова и др., 1998).

Наявність повітряних порожнин у різних листках веху широколистого, незалежно від їхнього положення на стеблі, було типовим явищем, яке раніше описано дослідниками в листках та коренях гідрофітів і повітряноводних рослин (Кордюм и др., 2003). Оскільки підводні листки веху закладаються й ростуть під шаром води, можна припустити, що повітряні порожнини формувалися під час росту листкової пластинки для акумуляції CO_2 та кисню, необхідних для фотосинтезу й дихання. Відомо, що підводні листки зазнають не лише дефіциту світла, а й нестачі кисню та вуглекислого газу (Smith, Walker, 1981; Горышина, 1989; Nowak, Martin, 1997).

Феномен незначного потовщення надводних листків веху широколистого порівняно з підводними листками є типовим для багатьох гетерофільних рослин (Mommer et al., 2005). Одним із механізмів потовщення надводних листків гетерофільних рослин порівняно з меншою товщиною підводних листків може бути більший вміст CO_2 у повітрі (Pritchard et al., 1999), при цьому, як вважає автор, вуглекислий газ впливає не тільки на розтягування клітин, але й на посилення клітинного поділу в листковій пластинці. При високих значеннях CO_2 в повітрі в листках знижуються розміри міжклітинних повітряних порожнин і збільшується діаметр стебел завдяки вторинному росту.

1.6.2. Листки *Sagittaria sagittifolia*

У *S. sagittifolia* – стрілолиста звичайного, який зростав у р. Псьол (с.м.т. Велика Багачка Полтавської обл.), у травні й на початку червня були надводні та підводні листки (рис. 1.3.3, *а, б*; дивись вставку IV та опис у підрозділі 1.3). Надводні листки кожної особини мали дві форми: 2–7 листків мали стрілоподібну форму пластинки та один–два листки – продовгувату пластинку. 5–12 підводних листків мали видовжену лінійну форму пластинки. Висота черешка в надводних листків коливалась від 23 до 35 см залежно від глибини, на якій рослини зростали, тим часом підводні листки були сидячими (черешок відсутній). В особин, які зростали на глибині до 30 см, розмір підводних листків по довгій осі становив 25–40 см, по короткій – 1,2–1,8 см.

Надводні стрілоподібні листки. Листкові пластинки *S. sagittifolia* характеризувались дорзовентральним типом анатомічної будови: містили одношаровий верхній і нижній епідерміс, двошарову палісадну паренхіму та 4–7 шарів губчастої паренхіми (рис. 1.6.2.1, *а, б;* дивись вставку IX). Товщина листків дорівнювала близько 300 мкм. Продихи видно на верхньому та нижньому епідермісі; вони розміщувалися через 14–18 епідермальних клітин на відстані близько 500 мкм один від одного (на поперечних зрізах листків). Клітини обох епідермісів щільно прилягають одні до одних. У клітинах верхнього і нижнього епідермісів, виявляються хлоропласти (рис. 1.6.2.1, *в, г*). Ядра в клітинах верхнього та нижнього епідермісів розміщувалися на проксимальному боці.

Клітини двошарової палісадної паренхіми майже циліндричної форми, висота їх у чотири рази більша за ширину (табл. 1.6.2.1). Виявлена гетерогенність у щільності цих клітин: 2–15 щільно розміщених клітин палісади чергувалися з аеренхімою, яка могла простягатися від замикаючих клітин продихів до губчастої паренхіми. На нижній стороні листка тяжі аеренхіми завдовжки близько 50 мкм простягалися між епідермісом і першим або другим шарами губчастої паренхіми (рис. 1.6.2.1, *г*). Хлоропласти розміщувалися по периметру клітин палісади. Клітини губчастої паренхіми мали різну форму: округлу, овальну чи неправильну. Хлоропласти розташовувалися також по периметру клітину, кількість їх на зрізі клітини була меншою в 1,8 раза порівняно з клітинами палісади. За формою клітини нижнього епідермісу були подібні до клітин верхнього, але розміри їхні різнилися (табл. 1.6.2.1).

ТАБЛИЦЯ 1.6.2.1. **Морфолого-анатомічні параметри листків *Sagittaria sagittifolia***

Параметр	Листки		
	Надводні		Підводні, лінійні
	стрілоподібні	продовгуваті	
Будова мезофілу листкової пластинки	Дорзовентральна	Дорзовентральна	Ізолатеральна
Розмір листкової пластинки, см:			
довжина	10 ± 3,1	9,5 ± 1,6	32,1 ± 7,5
ширина	4,8 ± 0,6	2,5 ± 0,5	1,5 ± 0,3
Розмір черешка листка, см:			
довжина	32,8 ± 3,4	22,5 ± 2,6	Відсутній
діаметр (біля основи)	0,9 ± 0,3	0,6 ± 0,1	
Товщина листкової пластинки, мкм	300 ± 14	221 ± 11	142 ± 18
Кількість шарів палісади	Два	Один	Відсутня
Кількість шарів губчастого мезофілу (або шарів фотосинтезуючої паренхіми в підводних листках)	4-7	5-6	1-5
Розмір клітин верхнього епідермісу, мкм:			
висота	22,7 ± 1,9	14,6 ± 1,5	39,2 ± 3,1
ширина	32,8 ± 2,4	29,8 ± 2,7	25,3 ± 2,3
Розмір клітин палісадного мезофілу, мкм:			
висота	69,2 ± 7,1	52,5 ± 4,9	Відсутній
ширина	16,7 ± 1,2	10,0 ± 1,9	
Розмір клітин губчастої паренхіми (або клітин фотосинтезуючої паренхіми в підводних листках), мкм:			
висота	24,1 ± 3,7	20,2 ± 3,9	23,2 ± 2,7
ширина	18,7 ± 3,3	15,4 ± 4,3	27,3 ± 1,9
Розмір клітин нижнього епідермісу, мкм:			
висота	17,0 ± 0,8	12,6 ± 1,1	34,6 ± 3,7
ширина	38,5 ± 2,1	40,1 ± 2,8	29,4 ± 2,7
Кількість хлоропластів на зрізі клітини верхнього епідермісу	5,2 ± 1,1	4,4 ± 1,2	10,4 ± 3,1
Кількість хлоропластів на зрізі клітини палісадної паренхіми	16,5 ± 1,7	14 ± 2,7	
Кількість хлоропластів на зрізі клітини губчастої паренхіми (або в клітині фотосинтезуючої паренхіми в підводних листках)	9,3 ± 1,1	10,0 ± 3,7	10,3 ± 2,3
Кількість хлоропластів на зрізі клітини нижнього епідермісу	3,6 ± 0,9	5,2 ± 1,3	11,7 ± 2,5

Надводні продовгуваті листки. Листкові пластинки продовгуватих листків за анатомічною будовою схожі зі стрілоподібними листками (рис. 1.6.2.1, *д, е;* див. вставку ІХ), але за розмірами пластинки та клітин палісади відрізнялися (табл. 1.6.2.1): товщина пластинки менша в 1,3 раза, висота та ширина клітин палісади – в 1.3 та 1,7, відповідно, порівняно з стрілоподібними листками. Ці листки схожі з стрілоподібними листками в розміщенні продихів, наявності та локалізації тяжів аеренхіми. Клітини губчастої паренхіми мали різну форму: округлу, овальну чи неправильну. Хлоропласти розміщувалися також по периметру клітини.

Підводні листки. Листкові пластинки, занурені у воду, характеризувалися ізолатеральним типом анатомічної будови, розподіл мезофілу на палісадну та губчасту паренхіму відсутній (рис. 1.6.2.1, *є, ж;* див. вставку ІХ). Товщина листкової пластинки удвічі менша за товщину надводних стрілоподібних листків. У верхньому та нижньому епідермісі продихи відсутні. Клітини епідермісу більші, ніж паренхіми (табл. 1.6.2.1). Фотосинтезуюча паренхіма, розміщена між шарами епідерми, має один шар клітин або ж вона відсутня; тимчасом, як у місці розташування судин або біля них можна розрізнити 4–5 шарів паренхімних клітин. Між клітинами епідермісу видно великі повітряні порожнини, які протяглися до 400-500 мкм у довжину та до 100 мкм – у висоту. У клітинах обох епідермісів розміщуються хлоропласти (від 10 до 13 на зріз клітини), стільки ж хлоропластів налічується й у центральних клітинах паренхіми; хлоропласти в епідермальних клітинах розміщувалися на зовнішньому боці клітин біля клітинних оболонок, що контактували з водним середовищем; у паренхімних клітинах хлоропласти розташовувалися рівномірно по всьому об'єму клітини.

1.6.3. Листки *Nuphar lutea*

Для рослин *Nuphar lutea,* які були зафіксовані на початку червня, характерна наявність плаваючих і підводних листків (рис.1.3.4; див. вставку V і підрозділ 1.3).

Плаваючі листки характеризуються дорзовентральним типом анатомічної будови (рис. 1.6.3.1, *а, г, д;* див. вставку Х). На поперечному зрізі пластинки видно багатошарову палісадну (4–5 шарів) і губчасту (7–9 шарів) паренхіму, великі повітряні порожнини (тяжі аеренхіми), які пронизують мезофіл від верхньої до нижньої епідерми. Середня товщина листкової пластинки в різних рослин коливалась: у прибережних рослин (частково затінених вербами), що зростали на глибині біля 1,8 м їхня товщина ста-

новила 300 ± 15 мкм. У рослин, що зростали в місцях на глибині від 60 до 80 см, де була велика швидкість течії (5 м/с), і не було затінку, товщина плаваючих листкових пластинок становила 631 ± 17 мкм. Саме ці екземпляри ми й узяли для вимірів і дослідження анатомічних ознак (табл. 1.6.3.1). Зауважимо, що незалежно від товщини листка, співвідношення розмірів епідермальних клітин і клітин мезофілу не змінювалося.

Середні розміри клітин нижнього епідермісу більші, ніж верхнього. Характерною особливістю надводних листків є наявність у них великих тяжів аеренхіми, що тягнуться від верхнього епідермісу до губчастого мезофілу й перетинають майже кожні 2–4 ряди палісади (рис. 1.6.3.1, *а*, *г*). Аеренхіма в нижній частині листка розділяє пошарово всю губчасту паренхіму й контактує із суцільним субепідермальним шаром губчастої паренхіми (рис. 1.6.3.1, *д*). На верхній і нижній епідермах є продихи. Середня кількість хлоропластів на зрізі клітини палісади становить 15 ± 1,2, губчастої паренхіми – 12,0 ± 1,3 відповідно.

ТАБЛИЦЯ 1.6.3.1. **Анатомічні ознаки листків *Nuphar lutea***

Параметр	Листки	
	надводні	підводні
Розмір листкової пластинки, см: довга вісь коротка вісь	 30 ± 4,5 25 ± 5,1	 32 ± 6,3 19 ± 4,3
Анатомічна будова мезофілу	Дорзовентральна	Ізолатеральна
Товщина листкової пластинки, мкм	631 ± 17	110,0 ± 16
Площа аеренхіми у пластинці, %	26 ± 4,9	14,7 ± 5,2
Кількість шарів палісади	3–5	Відсутня
Висота палісади, мкм	220 ± 21	
Кількість шарів губчастого мезофілу (в надводних листках) або шарів фотосинтезуючої паренхіми в підводних листках	7–9	1–5
Розмір клітин верхнього епідермісу, мкм: висота ширина	 15,0 ± 2,3 21,3 ± 1,9	 10,5 ± 2,1 44,5 ± 3,7
Розмір клітин палісадного мезофілу, мкм: висота ширина	 32,3 ± 2,9 20,0 ± 3,3	 Відсутня палісада

Продовження табл. 1.6.3.1

Параметр	Листки	
	надводні	підводні
Розмір клітин губчастого мезофілу (в надводних листках) або фотосинтезуючої паренхіми (в підводних листків), мкм:		
висота	49,1 ± 8,4	20,9 ± 1,4
ширина	31,2 ± 1	45,4 ± 7,1
Розмір клітин нижнього епідермісу, мкм:		
висота	22,5 ± 2,1	22,2 ± 2,3
ширина	37,5 ± 4,7	43,7 ± 3,4
Середня кількість хлоропластів на зрізі палісадної клітини	15,0 ± 1,2	
Середня кількість хлоропластів на зрізі клітин губчастого мезофілу (в надводних листках) або фотосинтезуючої паренхіми (в підводних листків)	12,0 ± 1,3	5,4 ± 0,1

Підводні листки глечиків характеризуються ізолатеральною анатомією з недиференційованим мезофілом (рис. 1.6.3.1, *б, в;* див. вставку X), товщина листкової пластинки підводних листків порівняно з товщиною надводних листків відповідних рослин в 3,6 раза менша у прибережних рослин та в 5,0–5,4 раза – в рослин, що зростали при прямому сонячному освітленні на швидкій течії. Продихи в підводних листках відсутні. Паренхіма складається із 4–5 шарів клітин, розділених повітряними порожнинами, що відокремлюють три шари верхньої паренхіми від шарів нижньої паренхіми. Висота повітряних порожнин на поперечному зрізі листка коливається від 17 до 30 мкм, тоді як ширина цих порожнин сильно різниться й може сягати понад 150 мкм.

Особливість структури підводних листків – це утворення в субепідермаьному шарі паренхіми двох петлеподібних вигинів клітинних оболонок у кожній клітині. Вигини утворюються на стику двох сусідніх клітин паренхіми кожного ряду в напрямку довгої осі підводного листка (а не по його висоті). Як правило, біля таких вигинів хлоропласти відсутні, вони розміщуються на верхньому та нижньому полюсі фотосинтезуючих клітин.

Отже, встановлено, що підводні листки стрілолиста звичайного та глечиків, незалежно від глибини їх зростання, характеризуються тоншими листковими пластинками порівняно з надводними листками в тих самих особин. Очевидно, в підводних листках досліджуваних видів відбуваєть-

ся адаптація листків на анатомічному рівні: зниження товщини листкової пластинки та збільшення розміру фотосинтезуючих епідермальних клітин, що перебувають у контакті з оточуючим середовищем – водою. Подібні дані описані й у інших видів гідрофітів, зокрема: у *Elodea canadensis* Michx. (Rascio et al., 1994), *E. densa* C.Rich.(Rascio et al., 1991), *Hydrilla verticillata* (L.) Royle (Magnin et al., 1997), кількох видів *Potamogeton* (Rascio, 2002), у яких товщина листкової пластинки становить усього 2–3 шари; а в інших видів – таких, як *Myriophyllum, Ceratophyllum,* чи *Ranunculus* листки стають сильно розсіченими, в них виявляються численні видовжені повітряні порожнини.

1.6.4. Стебла рослин

Структура клітин стебел рослин, які повністю затоплюються, досліджена частково. Зміна структури різних клітин стебел затоплених рослин є прикладом мінливості даного органу (Kende et al., 1998; Mommer et al., 2006, *a, b*; Voesenek et al., 2006). Найбільший стрес для підводних рослин – це послаблення газового обміну, що спричиняє зниження кисню в стеблі (Jackson, Armstrong, 1999; Rijnders et al., 2000). Внутрішня втрата кисню може призвести до посиленого росту розтягуванням стебла, що сприяє виходу листків із води на поверхню й прискорює їхній контакт із повітрям (Voesenek et al., 2004). Видовжені повітряні порожнини в підводних стеблах і коренях збільшують дифузію атмосферного кисню через аеренхіму стебла, яке вийшло на поверхню (Armstrong, 1979).

Дослідження, здійснені останніми роками, дали змогу ідентифікувати нові аспекти пластичності стебел, які були індуковані затопленням, з використанням модельної системи *Rumex palustris* (Mommer et al. 2007). Показано, що повне затоплення стебла спричиняє низку змін на рівні структури листка. Товщина пластинки, кутикули та епідермальних клітинних оболонок стає меншою в акліматизованих листків, які розвивалися під водою, порівняно з не акліматизованими листками (Mommer et al., 2005). Така пластичність – наслідок посилення газового обміну між листками та водним оточенням після 10–добового затоплення (Mommer et al., 2006, *b*). Це відбувалося завдяки збільшенню вмісту кисню в стеблі, яке піднялося над водою (Mommer et al., 2004).

Японські дослідники (Sato et al., 2002) вивчали ріст стебла *Potamogeton distinctus*, яке утворилося із бруньок на коренях рослин, що перезимували в анаеробних підводних умовах. Розтягування стебла супроводжувалося

зниженням сухої маси його сегментів і зникненням запасів крохмалю з амілопластів клітин стебла. Тимчасом як загальний вміст амінокислот у стеблі (аланін, валін, лейцин, ізолейцин) зростав. На ранніх стадіях розтягування збільшився й вміст лактату в стеблі. Автори також довели, що за умов аноксії мічений вуглець (^{14}С–глюкоза) включався в етанол; мітку виявили й в аланіні. Тобто було встановлено, що запасний крохмаль використовується як субстрат для росту після зимового періоду лише за умов аноксії. Цей факт було підтверджено й даними світлової мікроскопії на поперечних зрізах *P. distinctus* (L.) A. Benn., коли через три доби після початку розтягування стебла, крохмаль з амілопластів зникав (Sato et al., 2002).

Анатомічні ознаки надводних і підводних стебел у гетерофільних рослин за аналогією листків різної форми також відрізняться. Так, надводні стебла *Ludwigia repens* відрізняються від підводних такими ознаками: зменшенням об'єму аеренхіми, потовщенням кутикули, збільшенням вмісту целюлози та цукрів, а також зниженням вмісту лігніну, геміцелюлоз та крохмалю (табл. 1.6.4.1) (Little, 2003).

ТАБЛИЦЯ 1.6.4.1. Х**арактеристика підводних і надводних стебел *Ludwigia repens* (Little, 2003)**

Параметр	Стебла	
	надводні	підводні
Аеренхіма	Незначна	Сильно розвинута
Кутикула епідермісу	Товста	Майже непомітна
Лігнін, мг/г сухої маси	40 ± 3	68 ± 23
Целюлоза, мг/г сухої маси	193 ± 15	124 ± 23
Геміцелюлоза, мг/г сухої маси	91 ± 8	110 ± 15
Крохмаль, мг/г сухої маси	43 ± 15	118 ± 49
Цукри, мг/г сухої маси	30 ± 3	11 ± 6

Дослідження впливу швидкості водного потоку на морфологію стебла та фотосинтез у *Veronica anagallis–aquatica* L. (Scrophulariacea), що зростала в природних умовах за великої швидкості течії в річці Батісе (США), показали, що така швидкість впливає на анатомічні ознаки (Boeger, Poulson, 2003). У *V. anagallis-aquatica* частина з листків виступає над водою, решта – це підводні листки (занурені у воду). Автори встановили, що надводні стебла були довші, мали більший діаметр, більшу суху масу порівняно з підводними стеблами. А міжвузля надводних стебел були більш щільними порівняно з міжвузлями підводних стебел (Boeger, Poulson, 2003).

Сигналом для швидкого розтягування підводного стебла може бути фітогормон етилен (Malone, Ridge, 1983; Ridge, 1987). Етилен утворюється киснезалежним шляхом, ендогенна концентрація цього гормону визначається переважно швидкостями його синтезу та дифузії. Обидва шляхи характерні для підводного функціонування рослин. Відомі кілька генів біосинтезу, які відповідають за синтез АСС синтетази (ACS – 1 amino-cyclopropane-1-carboxyl acid synthase) та АСС оксидази (АСО - 1 amino-cyclopropane-1-carboxyl acid oxidase) у разі затоплення (Rieu et al., 2005; Vriezen et al., 1999), дифузія ж етилену назовні (в оточуюче середовище) інгібується. Як наслідок – ендогенна концентрація стає підвищеною. Етилен утримується доти, доки в підводні стебла кисень продовжує дифундувати, тобто переходити з води у стебло (Mommer et al., 2004).

1.7. ЕПІДЕРМІС ЛИСТКІВ ГЕТЕРОФІЛЬНИХ РОСЛИН

1.7.1. Продихи

Клітини епідермісу надводних листків гідрофітів містять продихи, як і листки суходільних рослин. Крізь продихову щілину відбуваються транспірація та газообмін, необхідний для дихання та фотосинтезу. Процеси продихової транспірації та газообміну регулюються шляхом закриття продихової щілини, що здійснюють замикаючі клітини продихового апарату. Замикаючі клітини продихів надводних листків гідрофітів працюють аналогічно таким у листках суходільних рослин. Для зниження продихової транспірації або поглинання вуглекислого газу відбувається повне чи часткове закриття продихів.

Механізм закриття замикаючих клітин пояснюють дією абсцизової кислоти та активацією специфічних іонних каналів (Lemtiri, 1996; MacRobbi, 1998; Blatt, 2000). У разі отримання епідермальними клітинами сигналу щодо закриття продихів у сусідніх клітинах мезофілу за допомогою циклічної АДФ–рибози (цАДФР) відбувається експресія гена, який відповідає за синтез АБК (Wu et al., 1977). Дослідники показали, що під час закриття продихів відбувається відкриття Ca^{2+}–каналів цитоплазматичної мембрани замикаючих клітин, унаслідок чого вміст іонізованого кальцію ($[Ca^{2+}]_ц$) у цитоплазмі цих клітин миттєво збільшується, і як результат – змінюється тургор клітин, і продих закривається (Lecki et al., 1998; Grabov, Blatt, 1998; 1999). Підвищення вмісту цитоплазматичного кальцію може також відбуватись й у результаті збільшення мембранного потенціалу ци-

топлазматичної мембрани (Grabov, Blatt, 1999), на величину якого безпосередньо впливає й АБК (Grabov, Blatt, 1998). Отже, опосередковане закриття продихів унаслідок збільшення вмісту $[Ca^{2+}]_ц$ у замикаючих клітинах відбувається в результаті:

1) цАДФР–залежного надходження іонізованого кальцію з цитоплазматичних депо;
2) надходження вільного кальцію з апопласту при АБК–залежному відкритті кальцієвих каналів цитоплазматичної мембрани.

У першому випадку кальцій вивільнюється з вакуолей, хлоропластів та інших органел через SV–кальцієві канали, які активуються завдяки інозитол–3–фосфату, який утворюється за активації фосфоліпази (Blatt, 2000). Згідно зі схемою, котру запропонував М. Блет, АБК причиняє концентраційну модуляцію трьох типів іонних каналів у мембранах (активацію чи інактивацію): двох типів K^+–каналів, спрямованих у зовнішній (в апопласт, $I_{k,\ out}$) та внутрішній бік (у цитоплазму, $I_{k,in}$), і повільно активованих хлорних каналів плазмалеми й тонопласту, а можливо, й H^+–АТФази, при цьому АБК зв'язується зі специфічним рецептором (Х) плазмалеми. Такий зв'язок може активувати G–білок (Gα) і бути тригером активації фосфоліпази С (PLC), що призводить до гідролізу фосфоінозитол–дифосфату з утворенням інозитом–3–фосфату та вивільненням іонів кальцію із внутрішньоклітинних депо. Підвищена концентрація кальцію активує також H^+–АТФазу, підвищується рН цитоплазми, активується протеінфосфатаза (ПФ) і протеінкиназа (ПК) (Blatt, 2000). При відкритті продихів вміст іонів калію в замикаючих клітинах збільшується внаслідок його перетікання із клітин, прилеглих до замикаючих клітин продихів.

У звичайних клітинах листків коливання вмісту іонізованого кальцію в цитоплазмі відбувається протягом мілісекунди, а в замикаючих клітинах тривалість такого коливання досить велика й сягає 10–15 хв. АБК у концентрації 10 нМ може збільшувати час коливання кальцію до 30 хв (MacAinsh et al., 1995; Webb et al., 1996). М. Блет допускає, що кальцій, який вивільняється з внутрішньоклітинних депо, може поступати у везикули, які зливаються з цитоплазмою й змінюють об'єм замикаючих клітин. Кальцій, який виходить із везикул, стимулює відкриття хлорних каналів плазматичної мембрани, відбувається деполяризація самої мембрани, внаслідок чого хлорні канали закриваються, калієві відкриваються, мембрана знову деполяризується, причому вміст цитоплазматичного кальцію в цитоплазмі зменшується (Blatt, 2000). Встановлено, що в процесі злиття везикул із цитоплазматичною мембраною беруть участь два білка: синтаксин і розчинний М–етилмалеімідчутливий фактор, які прикріпляються до білкового рецептора цитоплазматичної мембрани

(Hanson et al., 1997; Martin, 1997; Jahn, Sudhof, 1999; Blatt et al., 2000). Доведено, що саме АБК викликає експресію вищеназваних білків. Синтаксин належить до групи інтегральних білків, які утворюють серцевину молекулярної структури рухомих везикул у замикаючих клітинах продихів (Leuman et al., 1999). Таким чином, хвильові коливання концентрації цитоплазматичного кальцію, які інтегруються з вищезазначеними подіями, призводять до зміни потенціалу замикаючих клітин продихів під час роботи.

У затоплених рослин *Carya illinoensis* (Wangenh.) K. Koch і *Vaccinium ashei* J. M. Reade спостерігали значне зниження продихового функціонування та зменшення апертури продихів листків (Davies, Flore, 1986, *a*; 1986, *b*; Smith, Ager, 1988).

1.7.2. Кутикула та віск

Листки гетерофільних рослин, як і рослини, для яких гетерофілія не є характерною, вкриті кутикулою. Кутин кутикули – це полімер, що складається з поперечнозв'язаних оксимонокарбонових кислот, які нерозчинні в органічних розчинниках. Оксимонокарбонові кислоти містять від 16 до 28 атомів вуглецю й по дві чи три гідроксильні групи. Такі кислоти з'єднані між собою в ланцюжки за допомогою ефірних зв'язків. Кутикула в листках варіює по складу і співвідношенню оксикарбонових кислот в залежності від виду. Крім того, кутикула, змінюючи свою товщину і структуру, бере участь у формуванні кутикулярного бар'єра на шляху транспірації води (Holloway, 1982, *a, b*).

Підводні листки більшої частини гетерофільних рослин не мають продихів. Зовнішні клітинні оболонки епідермісу таких листків покриті тонкою кутикулою, через яку здійснюється транспорт газів. Нещодавно були описані кутикулярні пори в епідермісі підводних листків гідрофітів, а саме в листках *Potamogeton pectinatus* (рдесника гребінчастого), *P. perfoliatus* (рдесника пронизанолистого) і *Myriophyllum spicatum* L. (водопериці колосистої) (Nedukha, 2010, *a*). Проте функції кутикулярних пор підводних листків гідрофітів поки не досліджені.

Досить повно охарактеризовані склад і структура кутикулярного шару оболонок епідермісу листків суходільних рослин і показано, що кутикула характеризується транспортними функціями як для іонів і води, так і для різних водних розчинів (Schönherr, 1982; 2006). Встановлено, що функціонування кутикули в листках суходільних рослин залежить від зовнішньої температури повітря, вологості, інтенсивності освітленості (Grammatikopoulos, Maneta, 1994; Yates, Hutley, 1995).

У деяких видів (*Mentha aquatica, Oenanthe aquatica, Rumex palustris*), толерантних до повного затоплення, старі листки, які були до цього повітряними, найчастіше відмирають під водою, після чого утворюються нові сильно розсічені листки з іншою клітинною структурою (Bruni et al., 1996; Rascio et al., 1999; Mommer, Visser, 2005) та зміненою структурою кутикули (Frost–Christensen et al., 2003; Frost–Christensensen, Floto, 2007). У кутикулі листків і стебел, які швидко ростуть розтягом, відбувається прискорений гідроліз полімерів кутину (Hoffmann–Benning, Kende, 1992).

Наявність кутикулярного шару виявлена не тільки в зовнішніх клітинних оболонках епідермісу, але й у внутрішніх периклинальних оболонках епідермальних клітин, які межують із замикаючими клітинами продихів у епідермісі листків *Cirsium horridum* Michx. (Pesacreta, Hasenstein, 1999). Автори довели, що кутикулярний шар у периклинальних оболонках утричі вужчий, ніж у зовнішніх оболонках верхнього та нижнього епідермісу. Кутикулярний шар описали також і в периклинальних та антиклінальних оболонках епідермісу листків видів *Clivia* L. (*sp*.) (Oladele, 1983). Визначення швидкості водного транспорту крізь кутикулу епідермісу, який не містив продихів, показав, що саме кутикулярне випаровування в нижньому епідермісі становило 3,6 х 10^{-5} м сек$^{-1}$; у верхньому епідермісі – 3,1 х 10^{-6} м сек. $^{-1}$, відповідно. Водночас, провідність води крізь продихи на обох поверхнях була більшою в 11–12 разів (особливо на нижній поверхні) (Rieder, Schreiber, 2001; Kerstein., 2006).

Провідність води крізь кутикулярні пори збільшується зі збільшенням вологості повітря (Hoad et al., 1997; Schreiber et al., 2001). І, як вважає Дж. Шонхер, вірогідність таких змін залежить від ступеня гідратації полярних груп, які виникають у кутикулярних порах (Schönher, 1982). Вода на одному боці кутикули знаходиться в рідкому стані, а при виході крізь пори кутикули, залежно від оточуючої температури, може бути в стані пари (Becker et al., 1986). Швидкість кутикулярної транспірації залежатиме від фізичної стану води. При температурі 25^{o}С та стандартному тиску щільність рідкої води на декілька порядків більша, ніж щільність насичення водної пари в повітрі. Яким чином вода проходить крізь пори поки невідомо.

Д. Керстеін припускає, що молекули води, які транспортуються крізь ліпофільну фазу кутикули шляхом дифузії й утворюють водні краплі на її протилежному зовнішньому боці кутикули, поновлюють енергію, яка необхідна для відокремлення від рідкої фази води–донора (Kerstiens, 1996; 2006). Активація енергії відбувається за рахунок розриву водневих зв'язків у молекулі води для утворення та дифузії її рідкої фази (Schreiber

et al, 2001; Kerstiens, 2006). Пори складаються з полярних компонентів. Їхні молекули мають тимчасові диполі, які називаються полярними молекулами. Від трьох до п'яти молекул води зв'язуються з іонами K^+ і Na^+, а шість молекул води – із Ca^{++}. Усі дипольні молекули (C, H, NO_2, COOH) можуть зв'язуватися з молекулами води, а саме з воднем, на що й витрачається енергія, величина якої становить приблизно 20–100 кДж M^{-1} (Israelachvili, 1999). Причому зауважимо, що зв'язування молекул води з одновалентними катіонами в кутикулі відбувається надзвичайно швидко, приблизно за 10^{-9} $сек^{-1}$ з іонами Ca^{++} та Mg^{++} – за 10^{-8} та 10^{-6} $сек^{-1}$, відповідно, а з тривалентними іонами – від кількох секунд до кількох годин (Schönher, 2006). Тобто, крізь водні пори кутикули проникають всі іони, які гідратовані, а саме такі, що зв'язуються з молекулами води, котра утворює навколо іонів гідратну оболонку. Дж. Шонхер, використовуючи полімерний матрикс і кутикулярну мембрану як модельну систему для дослідження функціонування кутикулярних пор, встановив, що зростання вологості від 20 до 100 % збільшувало проникнення води через кутикулу (Schönher, 2006).

Залежно від тиску випаровуючої води кутикула може розбухати, утворюючи водну фазу, тобто утворює водні пори. Це відбувається за умови, якщо до складу кутикули входять тимчасові дипольні молекули, а саме аміно–, гідрокси– та карбоксильні групи, які мають здатність адсорбувати воду. Кутикулярні водні пори утворюються тільки за наявності води, їхню локалізацію можна визначити флуоресцентним барвником. Водні пори локалізовані переважно в основі трихом, по краю кутикули над антиклінальними оболонками епідермісу (Schönher, 2006). Розмір пор залежить від виду та органу: в епідермісі лушпиння бульб цибулі кутикула мала пори, радіус яких становив близько 0,41 нм, у плодів томатів і перцю – від 0,87 до 1,18 нм (Beyer, et al., 2005; Schönher, 2006), а в штучній кутикулярній мембрані він був у 1,5–2,5 раза більший (Schönher, 2006). Незвичайні за розміром, а саме «велетенські» кутикулярні пори з діаметром апертури близько 1 мкм та до 5 мкм заввишки, описані в листках *Eidothea zoexylocarya*, які зростали в австралійських тропіках (Carpenter et al., 2007). Щільність цих пор становила 1,2 х 10^5 $мм^{-2}$ площі клітинної оболонки. Автори припускають, що «велетенські» пори не впливали на провідність води; проте їхнє функціонування, можливо, пов'язане з регуляцією впливу сонячної радіації, шляхом транспортування (та заповнення) крізь пори гідрофобного епікутикулярного воску для захисту листків від ультрафіолетової радіації в суху пору року (Carpenter et al., 2007).

Поверхня надводних (або плаваючих) листків водних гетерофільних рослин і листків суходільних гетерофільних рослин крім кутикули вкрита ще восковим нальотом, що складається з ненасичених жирних кислот,

які у своєму складі містять від 16 до 50 атомів вуглецю. Вміст і співвідношення ненасичених жирних кислот у восків змінюється в різних видів рослин. Крім жирних кислот до складу восків входять ненасичені спирти, β–дикетони, гідрокарбонові кислоти й ненасичені ефіри (Sitte, Reiner 1963; Schönher, 2006).

Восковий наліт є не тільки захисним бар'єром листків від випаровування й дії біотичних факторів (рослинних шкідників), але й бере участь у регуляції поглинання світла поверхнею листкових пластинок. Верхній епідерміс листків реагує на поглинання світла, впливаючи на фотосинтез (Nishio et al., 1994). Це може відбуватися внаслідок формування воскового нальоту й зміни його форми (Горшкова, Зверева, 1988; Nishio et al., 1994). Восковий наліт у вигляді тарілкоподібних (увігнутих чи випуклих) утворень може збирати (фокусувати) або розсіювати потік фотонів у клітинах епідермісу та в клітинах верхніх шарів паренхіми або ж спричиняти фотоінгібування в певної частини хлоропластів, регулюючи швидкість фотосинтезу (Nishio et al., 1994). У процесі онтогенезу склад епідермального воску змінюється.

Епідермальні клітини містять УФ–абсорційні компоненти, які захищають мезофіл від шкідливої короткохвильової радіації (Smith et al., 1997; Mazza et al., 2000). Більшість епідермальних клітин мають випуклу форму, що допомагає їм частково регулювати кількість світла, яка надходить у клітини (Vogelmann, 1993). Коли світло попадає на повністю гладку поверхню епідермісу, то воно відбивається (Brodersen, Vogelmann, 2007)

На листках верби (*Hedera helix* L.), у яких методами газової хроматографії та мас–спектрофотометрії досліджували кутикулярну транспірацію та склад воску протягом онтогенезу, починаючи із 4–ої доби утворення листків до 202–ої доби їхнього функціонування, встановлено, що компонентами кутикулярного воску є полярна та неполярна мономерна фракція воску, а також полярна олігомерна воскова фракція, яка складалася з первинних спиртів і кислот, які були етерифіковані переважно до C_{12}–, C_{14}– і C_{16}–ω–гідроксижирних кислот (Hauke, Schreiber, 1998). Доведено, що максимальна кількість неполярної фракції спостерігалася на 30–ту добу онтогенезу листків, протягом наступних 6 місяців розвитку – поступово знижувалася. Тимчасом вміст восків полярної фракції досягав максимуму на 40–ву добу, а потім протягом усього онтогенезу лишався незмінним. Величина кутикулярної транспірації також змінювалася протягом онтогенезу: під час перших 30–ти діб розвитку листків вона поступово знижувалась, а наступних 180 діб практично не змінювалася. Тобто, відмічено, що швидкість кутикулярної транспірації пов'язана з наявністю в кутикулярному матриксі неполярних мономерів воску (Hauke, Schreiber, 1998).

1.7.3. Гідатоди, трихоми й гідропоти

Гідатоди. Для плаваючих листків деяких видів гідрофітів і для листків прикореневої розетки *Campanula rotundifolia* характерна наявність клітинних структур – гідатод, які спеціалізуються на виділенні води та водних розчинів органічних і неорганічних речовин (Takeda et al., 1991; Pederson, Sand-Jensen, 1993; Барабанов, 2006). Гідатоди складаються з епітеми – безхлорофільних епідермальних клітин. Детально описана структура гідатоди в молодих листках *Sparganium emersum* (L.) Rehman: листкові гідатоди являють собою канал, утворений між двома сусідніми епідермальними клітинами. В порожнину гідатоди повернуті клітини ксилеми провідних пучків і паренхімні клітини; тимчасом як зовні – канал оточений лігніфікованими клітинними оболонками епідермальних клітин (Chen, Chen, 2005). Пектоцелюлозні оболонки двох епідермальних клітин закривають отвір гідатоди. Цей отвір може бути відкритим тривалий час, і тоді водорості та бактерії, попадаючи всередину гідатоди, утворюють «корок» біля відкритого ксилемного елемента, через який надходить вода. Подібний корок може бути утворений також з кутину, суберину чи калози (Pederson et al., 1997). Автори дійшли висновку, що мінімальний кореневий тиск, який спричиняв потік води через гідатоди для *Sparganium emersum* становив 2,13 мл $\cdot$лист$^{-1}$ год. $^{-1}$, при наявності кореневого тиску близько 3 кПа. Водночас, у гідрофіта *Myriophyllum sp*. кореневий тиск був на порядок вищий і становив 30 кПа (Pederson, 1994). Встановлено, що гідравлічна провідність (через гідатоди) на апексах молодих листків була вищою, ніж у більш старих листків, що свідчило про онтогенетичну залежність гідравлічної провідності листків досліджуваного гідрофіта. Гутацію в молодих листках *Fragaria L.* (Takeda et al., 1991) і *Lobelia L.* (Pederson, Sand-Jensen, 1993) було описано раніше.

Трихоми. На поверхні плаваючих листків *Trapa natans* (Bercu, 2004) і *Victoria amazonica* Sowerby (Carpenter, 2006), та повітряних листків *Marsilea quadrifolia* (Lin et al., 2007; Tai-Chung Wu, 2010) відмічено наявність трихом, які за структурою подібні до трихом листків суходільних рослин (Werker, 2000). Трихома – це одно чи кілька клітинна структура на поверхні епідермісу листків (рис. 1.7.3.1, *г*), крізь які здійснюються транспорт назовні різних метаболітів і водних розчинів солей. Трихоми захищають надводні листки вищих водних рослин і листки водної папороті від перегріву та надмірної інсоляції. Щільність трихом різна на верхній і нижній поверхнях листків (Tai-Chung Wu, 2010). Прості трихоми, як відомо, можуть утворюватися ще на початку розвитку листкового примордію, коли протодермальні клітини стають трихомами, а оточуючі епідермальні клітини примордію продовжують звичайний поділ (Schnittger, Hulskamp, 2002).

Трихоми на певних фазах розвитку листка чи стебла можуть злущуватися або залишатися, доки рослина не постаріє. Мертві трихоми можуть продовжувати функціонувати для поглинання води чи абразивного захисту листкової пластинки (Werker, 2000). Крім того, відомо, що прості трихоми можуть виводити на поверхню епідермальних клітин хімічні елементи, включаючи Ca, Cd, Zn, Mn, Ni, Pb, S, Si та ін. (Uphof, 1962; Salt et al., 1995; Kupper et al., 2000; Choi et al., 2001). Солі, які виходять крізь трихоми, часом формують кристали на їхній поверхні (Choi et al., 2001).

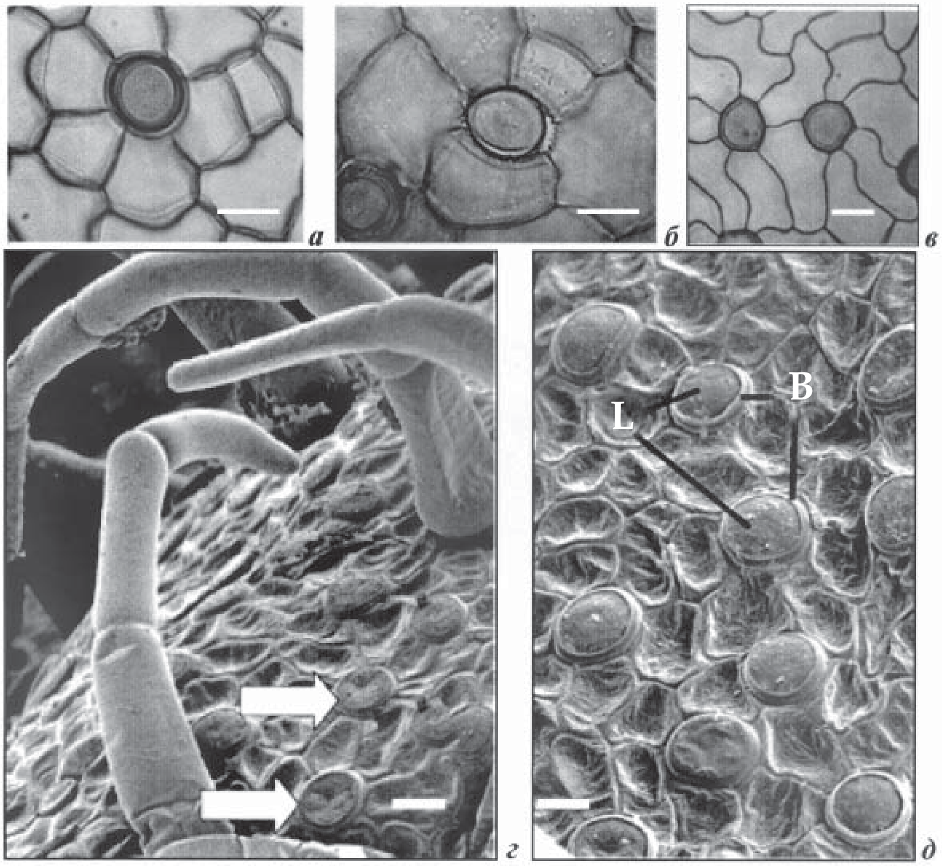


Рис. 1.7.3.1. Фрагменти клітин нижньої поверхні листків гідрофітів з гідропотами (*а, б, в*- світлова мікроскопія, після видалення кутикули*, г, д* – скануюча електронна мікроскопія: *а* – гідропота стефаноцитного типу, *Numphar advena* (Aiton) W.T. Aiton, *б* – комплекс гідропоти з неправильною архітектурою, *N. polysepala*; *в* – комплекс двох актиноцитних гідропот, *N. caerulea* Savigny; *г* – нижня поверхня листка *Victoria amazonica* з численними гідропотами без волосоподібних верхніх частин (стрілки) і кілька гідропот з прикріпленими волосоподібними структурами; *д* – базальна частина (B) і лінзоподібна клітина (L) комплексу гідропот *V. amazonica* (Carpenter, 2006). Реперна мітка = 20 мкм

Трихоми також беруть участь у регуляції виходу апопластного кальцію на поверхню органу (DeSilva et al., 2001), регулюючи роботу продихів. Крізь трихоми на поверхню листка виходять і токсичні компоненти. Фенольний ексудат трихом забезпечує першу лінію захисту листків від дії мікроорганізмів (Wagner et al., 2004). Дослідники вважають, що трихоми можуть також виводити на поверхню олігосахарини з апопласту з метою захисту листків від інфікування. Недавно описано новий дитерпеноїд (лабдієн–диол), виділений з трихом тютюну при вірусному інфікуванні. Цей дитерпеноїд активував протеїнкіназу та збільшував резистентність до вірусного інфікування. Автори припускають, що лабдієн–диол є сигнальною молекулою під час дії патогену на рослинну клітину (Seo et al., 2003).

Гідропоти. Для плаваючих і підводних листків, стебел і пелюсток квітів гетерофільних водних рослин характерна наявність особливих структур – гідропот, що представляють собою певний тип залоз, і мають дві функції: секреторну та абсорбційну (Luttge, Kraft, 1969; Wilkinson, 1979). Гідропоти беруть участь у транспорті іонів і води як на близькі віддалі (водне оточення ↔ клітини епідерми), середні (водне оточення ↔ фотосинтезуючі клітини листка), так і на далекі віддалі (водне оточення ↔ листок ↔ черешок ↔ корінь) (Luttge, Kraft, 1983). Гідропота це структура на поверхні епідерми листків і стебел з незвичайними лабіринтами клітинних оболонок. Гідропоти мають чашеподібну форму, ці структури підняті над епідермою. Досліджуючи методом світлової й скануючої електронної мікроскопії нижню й верхню поверхні плаваючих листків шести видів *Nuphar advena, N. lutea, Numphaea polysepala* (Engelm.) Greene*., Numphaea caerulea, Numphaea flava* Aether ex Audubon і *Numphaea nouchali* Burm f. , а також листків *Victoria amazonica* (рис. 1.7.3.1) Дж. Карпентер (Carpenter, 2006) встановив, що гідропоти – це одна клітина або ж група клітин стефаноцитного чи актиноцитного типу, що мають у своїй основі субепідермальну клітину двояковипуклої лінзоподібної форми. За термінологією У. Лютге та ін. (Lüttge, Krapf, 1969; Wilkinson, 1979) ця клітина має назву клітина–підошва («foot» клітина) (рис. 1.7.3.1), верхня клітина – це основна клітина гідропотного комплексу чашоподібної форми, має заглибину й товсті клітинні оболонки. Крім того, деякі автори відмічають, що гідропоти можуть виявлятися на обох поверхнях листків у широкого кола водних покритонасінних і водних папоротей (Kaul, 1976; Wilkinson, 1979; Carpenter, 2006). Розмір і щільність гідропот в епідермі залежить від виду й типу епідерми. Р. Каул, вивчаючи гідатоди в гетерофільних і гомофільних видів із різних родів, припустив, що гідропота, як структура епідерми, є типовим прикладом конвергентної морфології водних рослин (Kaul, 1976).

1.7.4. Водний транспорт і роль аквапоринів

Згідно із сучасними уявленнями на органному й тканинному рівні вода надходить у рослину двома шляхами: по апопласту і симпласту. Тоді як на субклітинному рівні вода транспортується по водним каналам (аквапоринам) цитоплазматичної мембрани й тонопласту. Перш ніж описати структуру та функцію аквапоринів, зупинимося на загальних питаннях водного балансу рослин. У клітини надземних органів вода надходить із кореневої системи. У русі водного потоку від грунту (крізь органи рослини) до атмосфери беруть участь кілька градієнтів: гідростатичний тиск у ґрунті, водний потенціал і концентрація водяної пари між листком і повітрям. Водний потенціал складається з градієнту водного потенціалу поперек кореня та градієнта тиску вздовж ксилеми рослини (Медведев, 2004).

Від поверхні кореня до судин ксилеми рух води може відбуватися, як по клітинних оболонках (апопластний потік) і через цитоплазму по плазмодесмах (симпластний потік) завдяки градієнтові водного потенціалу. Ці транспортні системи взаємодіють між собою (Гамалей. 1997; Великанов и др., 2005; Великанов, Белова, 2005). У клітини екзодерми кореня вода потрапляє через кореневі волоски. Радіальний потік води та іонів проходить через клітини перициклу. У судини ксилеми вода та розчинені в ній мінеральні речовини потрапляють з паренхімних клітин центрального циліндру завдяки наявності в клітинах судин осмотичного потенціалу. Осмотично активними речовинами в судинах ксилеми можуть бути мінеральні речовини та деякі метаболіти, що виділяються в клітини центрального циліндру. По судинам ксилеми вода поступає в клітини мезофілу за наявності градієнту гідростатичного тиску, який виникає в процесі розвантаження асимілятів, які транспортуються по флоемі (Медведев, 2004).

Необхідно відмітити, що вода потрапляє до клітин продихів з мезофілу за градієнтом водного потенціалу, який містить, що найменше чотири типи градієнтів: осмотичного потенціалу, гідростатичного тиску, гравітаційного потенціалу та концентрації водяного пару. Оскільки концентрація водяного пару в середині листка вища, ніж у атмосфері, то вода по градієнту концентрації водяного пару виходить крізь продихи в атмосферу (Медведев, 2004).

Поглинання води цитоплазмою та вакуолею в клітинах відбувається завдяки водним каналам – спеціалізованим мембранним білкам (MIP – major instrinsic proteins). Ці білки мають назву аквапорини, їхня молекулярна маса варіює від 27 до 30 кДа (Chrispeels et al., 1999). Аквапорини

є тетрамерними поліпептидами, які складаються із шести трансмембранних α-спіральних доменів та двох невеликих доменів, що утворюють транпортуючий канал для молекул води. Згідно з моделлю, яку запропонував М. Кріспеілс, білки цієї родини характеризуються наявністю певної послідовності амінокислот: аспарагін – пролін – аланін. Такий пептидний фрагмент двічі трапляється в одному каналі, утворюючи подвійну петлю–пору, через яку проходить вода. Не всі білки цієї родини є аквапоринами, деякі з них, наприклад, GjpFм–білок, транспортує гліцерин, інші – сечовину. Більшість білків даної родини мають низьку енергію активації для водного транспорту, приблизно 10–16 кДж моль для відкритих каналів. Якщо ж водні канали перебувають у закритому стані (при зміні температури), енергія їхньої активації збільшується, досягаючи від 40 до 69 кДж моль. Швидкість перебігу води через такий канал становить 10^6 молекул за 1 с (Hartel, Steude, 1997; Chrispeels et al., 1999). Згідно з ранньою глобоїдною моделлю, яку запропонував Дж. Джанг, у каналі пори петлі В– та Е– укладені всередині мембрани, а NPA–ділянки, перекриваючись, утворюють вузький канал (Jung et al., 1996). Припускають, що діаметр пори (каналу) коливається від 0,3 до 0,4 нм, тимчасом як діаметр молекули води становить 0,28 нм (Chrispeels et al., 1999). Саме такий малий розмір каналу обмежує проникнення незаряджених молекул більшого розміру (Murata et al., 2000). Дослідники вважають, що закриття чи відкриття каналу відбувається внаслідок конформаційної зміни транспортуючого білка (Steude, Henzler, 1995).

У листках виявлено два класи аквапоринів: одні вбудовані в цитоплазматичну мембрану (*PIP*s – plasma membrane intrinsic proteins), інші – у тонопласт (*TIP*s – tonoplast intrinsic proteins), і відрізняються між собою розмірами N– чи С–кінців молекул білка, які направлені в цитоплазму (Rivers et al., 1997; Weig et al., 1997; Johanson et al., 2001). За водного стресу може відбуватись модифікація білку аквапорину, а саме процеси закриття/відкриття каналу відбуваються шляхом фосфорилювання серинових залишків (Chrispeels et al., 1999). У фосфорилюванні аквапоринів беруть участь Ca^{2+}–залежні протеінкінази (Maurel, 1997). Сигналом для фосфорилювання може бути зміна водного потенціалу. У такому разі активність водних каналів дуже швидко зменшується за дії стресу: від кількох годин до кількох діб. Це встановлено на листках рису, коли водний потенціал за 1 год. знижувався на 0,1 МПа (Lu, Neumann, 1999). Останнім часом з'явились повідомлення про іншу можливу регуляцію функціонування аквапоринів за змін впливу водного стресу. Показано, що водний стрес може змінювати експресію генів білків МІР– і ТІР–родин (Yamaguchi-Shinozaki et al., 1992; Liu, et al., 2000; Блюма, 2006). Так, експресія гену аквапорину тонопласту *Oryza sativa* (Liu,

et al., 2000) і *Helianthus annuus* (Sarda et al., 1999) підвищувалась, тоді як у *Craterostigma plantagineum* Hochst. (Mariaux et al., 1998) і *Mesembryanthemum crystallinum* L. (Kirch et al., 2000) – знижувалася за умов зміни водного режиму.

Аквапорини тонопласту зменшують осмотичну водну приникність, коли осмотичний градієнт стає меншим 2–6 %, що було показано на рослинах *Allium cepa* L., *Brassica napus* L., *Petunia hybrida* Juss. та *Beta vulgaris* L. Проходження води крізь аквапорини тонопласту відбувається в 10–50 разів швидше порівняно з аквапоринами цитоплазматичної мембрани; вони потребують також менше енергії для своєї активації при транспортуванні води (Chrispeels et al., 1999).

На плазмалемі клітин *Chara fragilis* Desv in Loisel і *Tradescantia sp.* показано, що тригером відкриття або закриття аквапоринів може бути низький водний потенціал або ж зміна тургору клітини (Steude, Henzler, 1995). У клітинах коренів аквапорини активуються за високої засоленості грунту та низького вмісту кисню (Azaizeh, Steude 1991; Birner, Steude, 1993). У таких умовах, як вважають дослідники, відбувається закриття плазмодесм, тоді як аквапорини активно працюють (Zhang, Tyerman, 1991). За даними Е. Стеуде й Т. Хензлера (Steude, Henzler, 1995) аквапорини в клітинах коренів працюють навіть тоді, коли апопластний водний транспорт заблокований клітинами пояска Каспарі.

Вперше визначено рівень експресії генів аквапоринів в пірчасторозсічених листках гетерофільної рослини *Sium latifolium*, особини якої зростали у воді і на суходолі (Блюма, 2010). Автор встановив підвищений рівень експресії генів *PIP2*- аквапоринів в листках суходільних рослин у фазі вегетації, бутонізації-цвітіння та цвітіння-плодоношення у порівнянні з листками таких же форм у рослин, які зростали у воді. Одержані дані дали підставу досліднику вважати, що аквапорини підгрупи *PIP2* у листків однієї форми (пірчасторозсіченої) беруть участь в адаптації рослини до змін водного режиму.

1.7.5. Структура поверхні листків гетерофільних рослин

1.7.5.1. *Sium latifolium*

Надводні листки. Для порівняльних досліджень брали надводні та підводні листки *S. latifolium* (рис. 1.3.1; див. вставку II) у стадії вегетативного росту (у першій декаді травня). Вивчення ультраструктури верхньої та нижньої епідерми надводних листків веху широколистого методом скануючої електронної мікроскопії показало, що надводні листки належать до амфістоматичного типу (рис. 1.7.5.1.1) Продихи парацитного типу. Контури антиклінальних оболонок клітин епідерми листка звивисті. Незавжди можна розрізнити основні клітини епідерми. Щільність продихів на верхній поверхні була удвічі нижча, ніж на нижній (табл. 1.7.5.1.1).

ТАБЛИЦЯ 1.7.5.1.1. **Ознаки епідерми надводних і підводних листків *Sium latifolium***

Ознака	Верхня поверхня	Нижня поверхня
Продихи надводних листків		
Щільність на 1мм^2	234 ± 12	485 ± 21*
Довжина, мкм	15,7 ± 1,2	17,1 ± 1,7
Ширина, мкм	6,7 ± 0,5	13,7 ± 0,9*
Продихи підводних листків		
Щільність на 1мм^2	109 ± 11	204 ± 20*
Довжина, мкм	11,7 ± 0,3	10,4 ± 0,7
Ширина, мкм	6,2 ± 0,4	5,4 ± 0,4

Примітка: * $P \leq 0,05$ (При порівнянні ознак нижньої й верхньої поверхні листків)

Щільність продихів на 1 мкм^2 верхньої поверхні листка становила 234 ± 12; на нижній – 485 ± 21, відповідно. Кутикулярний шар на поверхні клітин утворює борозди (рис. 1.7.5.1.1).

Кутикулярні борозди – це чергування хвилеподібних ринв і гребенів (завширшки близько 0,6 ± 0,05 мкм), розміщених по всіх клітинах епідерми, зокрема, й на клітинах, що оточують продихи. Висота та ширина кутикулярних бороздок на нижній поверхні основних клітин епідерми

та замикаючих клітин продихів у 2,5–3,0 раза менша, ніж на верхній поверхні епідерми. Епідермальні клітини верхньої епідерми звивисті. Продихи на верхній поверхні (довжиною 15,7 ± 1,2; шириною 6,7 ± 0,5 мкм) овальні, розміщені хаотично. Зовнішні продихові виступи утворюють веретеноподібний ободок. Порові оболонки замикаючих клітин гладенькі, не кутинізовані. Оболонки побічних клітин злегка хвилясті. Борозди розташовані на всіх клітинах епідерми без особливої орієнтації. На неспеціалізованих епідермальних клітинах, які розташовуються паралельно до довгої осі замикаючих клітин продихової щілини, борозди розміщуються паралельно довгій осі продихової щілини.

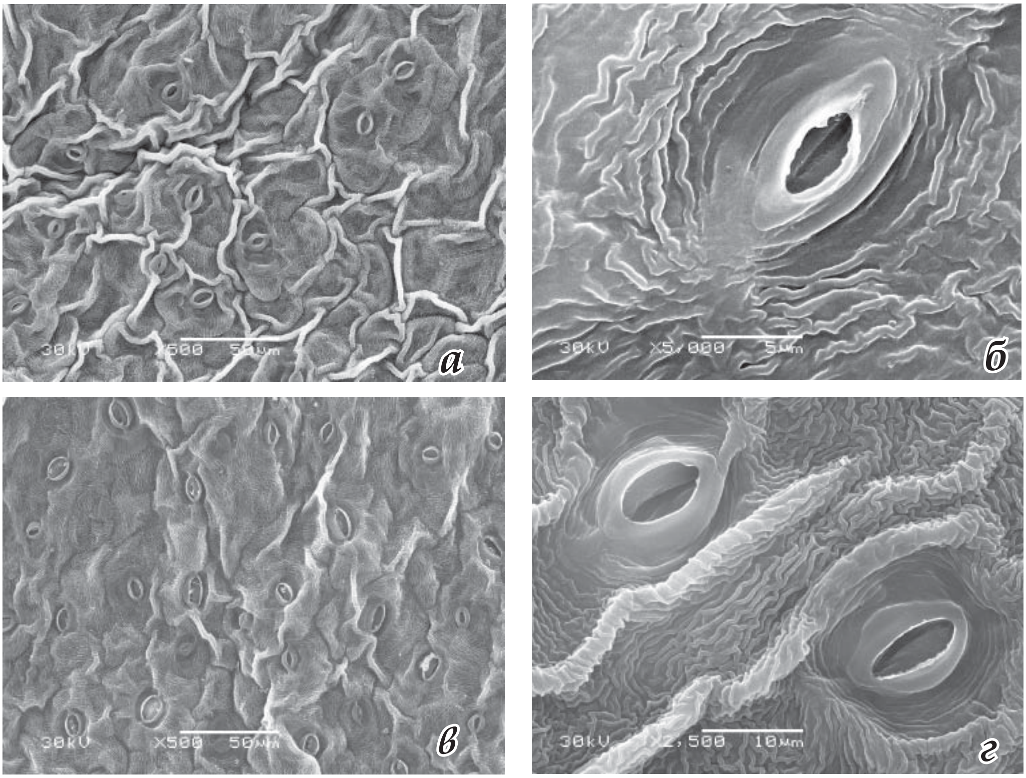


Рис. 1.7.5.1.1. Структура верхньої (*а, б*) та нижньої (*в, г*) поверхні надводних листків *Sium latifolium*. Реперна мітка: *а, в* – 50 мкм; *б, г* – 5 мкм

Продихи на нижній поверхні (довжиною 17,1 ± 0,7; шириною 13,7 ± 0,9 мкм) видовженоовальні, розміщені безладно. Більшість продихових щілин орієнтована в одному напрямку. Клітини нижньої епідерми листків веху вкриті кутикулою у вигляді бороздок; особливої орієнтації не мають. На час фіксації всі продихи були відкриті. Порові оболонки замикаючих клітин гладенькі, не кутинізовані. Оболонки побічних клітин злегка хвилясті. Для них характерний масивний зовнішній продиховий

виступ. На поверхні епідермальних клітин, які розміщуються паралельно довгій осі замикаючих клітин, борозди розміщені перпендикулярно до довгої осі продихової щілини. На полюсах продихів видно Т–подібні потовщення, аналогічно таким, як це описано М.А. Барановою (1992) для епідермісу листків *Austrobaileya scandens* C.T. White.

Підводні листки. У результаті дослідження ультраструктури верхньої та нижньої епідерми підводних листків веху широколистого встановлено, що підводні листки амфістоматичного типу (рис. 1.7.5.1.2, *а–г*). Продихи верхньої та нижньої епідерм підводних листків парацитного типу. Щільність продихів на верхній поверхні підводних листків майже у два рази менша, ніж на нижній (табл. 1.7.5.1.1). Середня кількість продихів на 1 мм^2 верхньої епідерми нараховує 109 ± 11, на 1 мм^2 нижньої епідерми – 204 ± 20 відповідно. Епідермальні клітини верхньої епідерми звивисті. Продихи на верхній поверхні (довжиною 11,7 ± 0,3 і шириною 6,2 ± 0,4 мкм) овальні, розташовані безладно. Продихи на нижній поверхні (довжиною 10,4 ± 0,7 і шириною 5,4 ± 0,4 мкм) видовженоовальні, розміщуються безладно. Більшість продихових щілин орієнтована вздовж листкової пластинки.

Форму та розміри основних клітин верхньої та нижньої епідерми неможливо визначити через наявність великих і широких зморшок кутикули, ширина яких близько 0,1 мкм; зморшки кутикули вкривали всю поверхню епідерми. На нижній епідермі більша частина продихів закрита, лише зрідка можна побачити відкриті продихи. Порові оболонки замикаючих клітин не кутинізовані, аналогічно таким, як це описано при дослідженні епідермісу листків *Austrobaileya scandens* C.T. White. (Баранова, 1990). Поверхня кутикули основних епідермальних клітин бороздчатого типу. Зовнішні продихові виступи утворюють веретеноподібний ободок.

Для обох епідерм надводних листків і верхньої епідерми підводних листків веху широколистого характерний так названий «стріатний» (striate) або ж бороздчатий тип кутикулярної скульптури за класифікацією Д.Л. Дилчера та В. Бартлота (Dilcher, 1974; Barthlott, 1990), який є типовим також для листків видів *Austrobaileya maculata* і *A. scandens* (з родини *Austrobaileyaceae*) (Баранова, 1990).

Цікаво, на наш погляд, що існує різниця у щільності продихів на одиницю поверхні між верхньою та нижньою епідермою повітряно–водних рослин веху, коли на нижньому епідермісі їх кількість більша, ніж на верхньому. Враховуючи функціональне навантаження продихів, можна припустити, що в надводних листків повітряно–водних рослин веху широколистого навантаження на транспірацію припадає переважно на нижню поверхню листків.

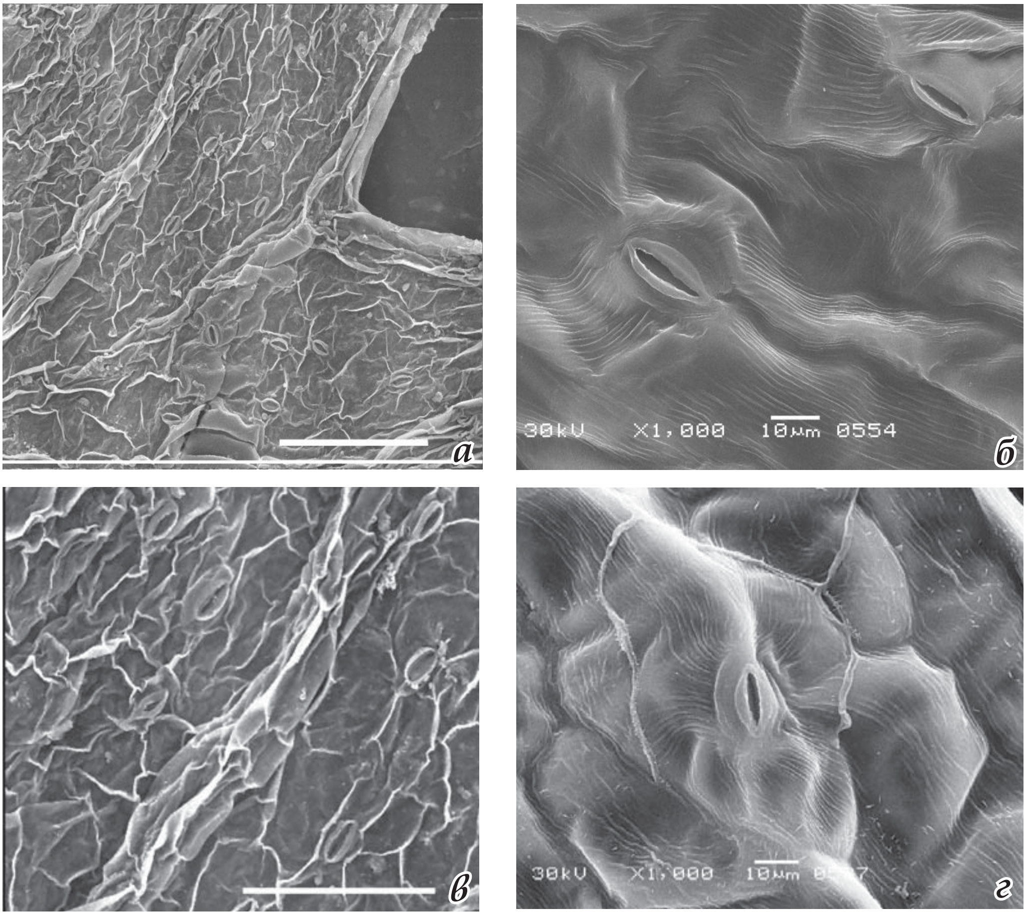


Рис. 1.7.5.1.2. Структура верхньої (*а, б*) та нижньої (*в, г*) поверхні підводних листків *Sium latifolium*. Масштаб: *а, в* = 50 мкм; *б, г* = 10 мкм

Таким чином, порівняльний аналіз структури поверхні епідермісу надводних і підводних листків дав змогу виявити певні спільні та відмінні структурні ознаки епідермісу. Схожі ознаки – такі як амфістоматичний тип листкової пластинки та парацитний тип продихів, є таксономічною ознакою для *S. latifolium,* як представника дводольних (Баранова, 1990). Виявлено й суттєві відмінності у структурі епідерми підводних листків веху порівняно з надводними, зокрема:

- поверхня підводних листків характеризувалася меншими розмірами кутикулярних гребенів на поверхні основних епідермальних клітин;
- удвічі меншою виявилася щільність продихів на верхній епідермі;

У клітинах епідермісу надводних листків веху широколистого, виявлено збільшення розмірів кутикулярних гребенів на верхньому та нижньому епідермісі у шість разів порівняно з розмірами кутикули на епідермісі підводних листків кожної особини. Крізь кутикулу, як відомо, у молодих листків здійснюється до 50% загальної транспірації води (Полевой 1989). Це значить, що в надводних листків кутикулярна транспірація є досить інтенсивною як крізь верхню, так і нижню поверхні листків.

Менша щільність продихів у підводних листках веху широколистого порівняно з надводними листками, очевидно, є наслідком діяльності генів, які детермінують процеси росту та диференціювання клітин продихів у примордіїв листків. Коефіцієнт варіації розподілу кількості продихів на верхній епідермі у надводних і підводних листків досить високий, що свідчить про нестійкість даної ознаки, яка змінюється залежно від повітряного чи водного середовища, що оточує листки.

1.7.5.2. *Sagittaria sagittifolia*

Надводні листки однієї особини *S. sagittifolia* – стрілолиста звичайного у фазі бутонізації мали різну форму (рис. 1.3.3, *а-в;* див. підрозділ 1.3 і вставку IV). Кожна рослина, яку брали для дослідження мали надводні листки двох форм (стрілоподібну й продовгувату), підводні листки були сильно видовжені, мали лінійнийну форму. Кількість підводних листків у різних рослин коливалась від п'яти до девяти, надводних листків – від трьох до десяти.

Надводні листки. *Стрілоподібні листки.* Дослідження ультраструктури верхньої та нижньої поверхонь стрілоподібних листків показало, що листки цієї форми належать до амфістоматичного типу (рис. 1.7.5.2.1, *а, в*). Спільні ознаки для обох епідерм: тип продихів (парацитний), їхня щільність, форма продихів (овальновидовжена), наявність кутикулярного гребеня по периметру всіх клітин і наявність воскового нальоту на зовнішній поверхні кожної клітини (рис. 1.7.5.2.1, *б, г*). Відмінності в структурних ознаках верхнього та нижнього епідермісів були виявлені в розмірах довгої осі епідермальних клітин і горбків воскового нальоту. Клітини нижнього епідермісу були довші порівняно з верхніми, а розмір воскових формувань був меншим на нижній поверхні (табл. 1.7.5.2.1). Воскові горбки – овальної чи округлої форми, середній розмір яких становить 1,49 ± 0,13 мкм, щільність воскового нальоту на одну клітину – 30,7 ± 2,4. Продиховий індекс на верхній стороні листка становив 13,6%, на нижній – 16%.

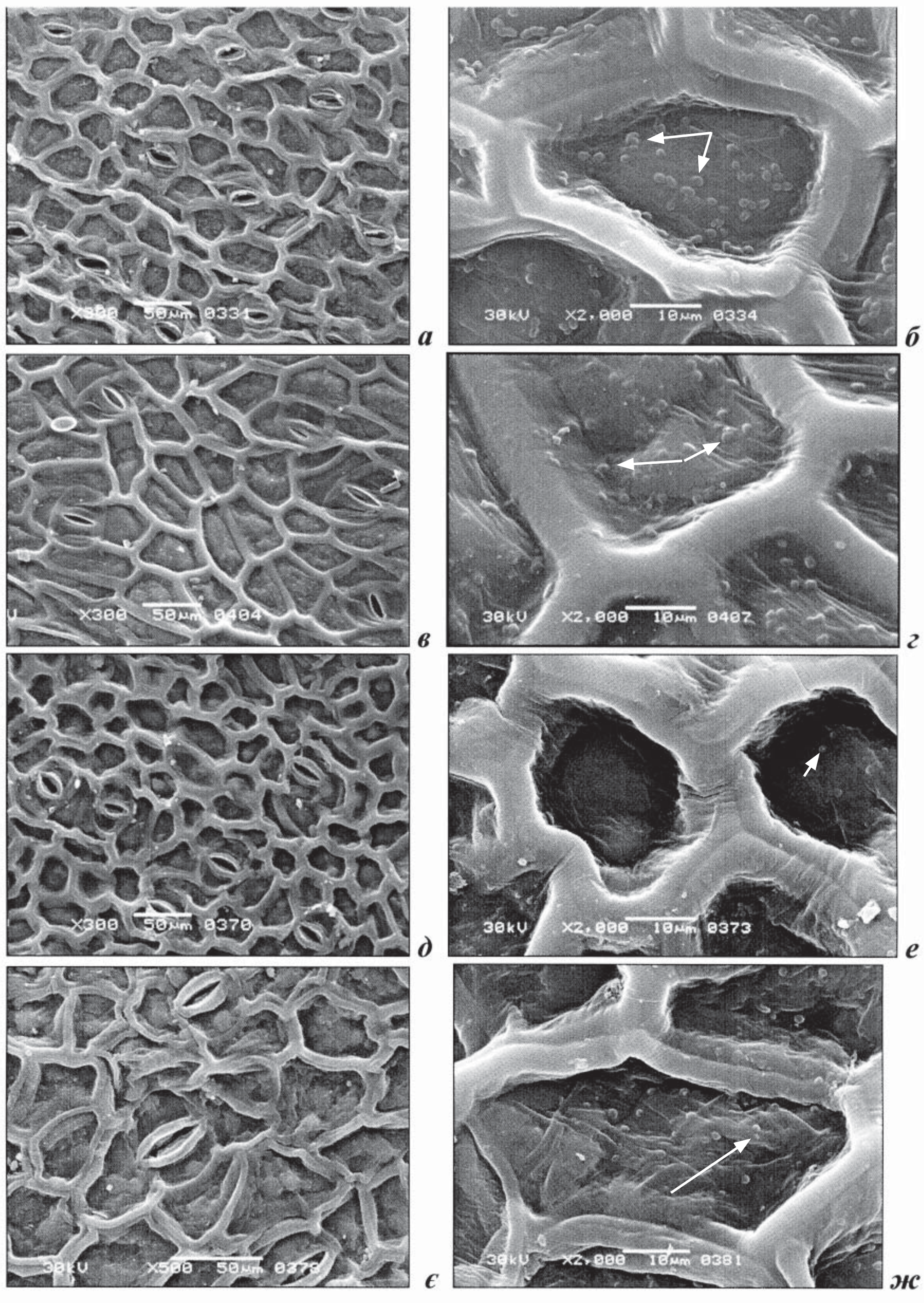


Рис. 1.7.5.2.1. Структура верхньої (*а, б, д, е*) та нижньої (*в, г, є, ж*) поверхні надводних листків *Sagittaria sagittifolia* з різною формою пластинок: *а–г* – листок з стрілоподібною пластинкою; *д–ж* – листок з продовгуватою пластинкою. Восковий наліт вказано стрілками *(б, г, е, ж)*.

Листки продовгуватої форми. Дослідження ультраструктури верхньої та нижньої поверхонь продовгуватих листків показало, що ці листки, як і листки стрілоподібної форми належать до амфістоматичного типу (рис. 1.7.5.2.1, *д, є*). Продихи на обох епідермах парацитного типу. На верхній епідермі вони видовженоовальні, розташовуються частіше вздовж пластинки, іноді – хаотично, середня кількість продихів на 1 мм^2 нараховує 74 ± 3 шт. Контури антиклінальних оболонок основних епідермальних клітин верхньої епідерми майже прямі, форма клітин різна: від округлої чи овальної до п'ятикутної (рис. 1.7.5.2, *е, ж*), вкриті високим кутикулярним гребенем заввишки 5,4 ± 0,2 мкм. Поверхня частини клітин (≈ 43%) епідермісу вкрита восковим нальотом овальної або округлої форми. Продиховий індекс на верхній поверхні становить 9,3%. Продихи на нижній епідермі поздовжньо–овальні, продихові щілини орієнтовані майже в одному напрямку. Показники структури клітин верхньої й нижньої поверхні епідерми продовгуватих листків наведені в табл. 1.7.5.2.1.

ТАБЛИЦЯ 1.6.5.2.1. **Показники структури клітин верхньої та нижньої епідерм надводних і підводних листків** *Sagittaria sagittifolia* **за даними скануючої електронної мікроскопії**

Показник	Тип листка та його форма		
	Надводні листки		Підводні листки, лінійні
	стрілоподібні	продовгуваті	
<u>Верхня епідерма</u>			
Продихи:			
тип	Парацитний	Парацитний	Відсутні
щільність на 1 мм^2	85 ± 6	74 ± 3	–
довга вісь, мкм	42,8 ± 3,1	33,4 ± 2,7	–
коротка вісь, мкм	20,2 ± 4,4	23,8 ± 3,9	–
Епідермальні клітини:			
довга вісь, мкм	45,5 ± 3,9	44,3 ± 5,7	109 ± 7,4*
коротка вісь, мкм	35,0 ± 4,1	30,9 ± 2,7	45 ± 1,7*
Висота кутикулярних гребенів по периметру основних епідермальних клітин, мкм	5,5 ± 0,7	5,4 ± 0,2	0,82 ± 0,2*
Кількість воскових горбків на клітину епідерми	30,7 ± 5,1	6,2 ± 0,5	Не виявлено

Продовження табл. 1.6.5.2.1

Показник	Тип листка та його форма		
	Надводні листки		Підводні листки, лінійні
	стрілоподібні	продовгуваті	
Процент клітин із воском, %	100	43 ± 4,5	–
Діаметр воскових горбків, мкм	1,46 ± 0,13	1,0 ± 0,04	–
<u>Нижня епідерма</u>			
Продихи:			
тип	Парацитний	Парацитний	Відсутні
щільність 1 мм^2	79 ± 55	65 ± 4	
довга вісь, мкм	39,3 ± 3,1	41,8 ± 3,1	–
коротка вісь, мкм	20,0 ± 2,7	23,2 ± 2,7	–
Епідермальні клітини:			
довга вісь, мкм	62,0 ± 3,9	62,3 ± 3,1	106 ± 6,5*
коротка вісь, мкм	36,3 ± 5,1	34,7 ± 2,7	42 ± 2,9
Висота кутикулярних гребенів по периметру основних епідермальних клітин, мкм	4,9 ± 0,3	5,4 ± 0,17	1,70 ± 0,14*
Кількість воскових горбиків на клітину епідерми	29,3 ± 5,1	13,8 ± 2,75	Не виявлено
Процент клітин із воском, %	100	24 ± 3	–
Діаметр воскових горбків, мкм	1,24 ± 0,1	0,8 ± 0,1	–

Примітка: * *P ≤ 0,05* (При порівнянні ознак надводних і підводних листків)

Контури антиклінальних оболонок епідермальних клітин нижньої епідерми прямі, форма клітин різна як і у верхній епідермі: від округлої або овальної до п’ятикутної, вкриті високим кутикулярним гребенем. Поверхня епідермальних клітинах (до 24 %) вкрита восковим нальотом. Воскові горбики овальної або округлої форми. Тобто, в цих листків достовірно менше число клітин вкрите восковим нальотом порівняно з стріло-

подібними листками. Та й кількість воскових горбиків менша вдвічі, порівняно з клітинами епідерми стрілоподібних листків. Продиховий індекс на нижній поверхні становить 10,9 %.

Підводні листки. Структура верхньої й нижньої поверхонь епідермісу підводних листків стрілолиста звичайного відрізнялася від такої надводних листків, зокрема, відсутністю на обох поверхнях продихів. Клітини мали видовжену форму (рис. 1.7.5.2.2), їхній розмір по довгій осі був більшим, ніж у надводних листків. Контури клітин оточені дуже тонким обідком (гребенем) кутикули; висота й ширина кутикулярного гребеня були утричі менші, ніж у надводних листків (табл. 1.7.5.2.1). Крім того, на поверхні підводних листків також відсутній і восковий наліт. Часто до поверхні клітин прикріплені водорості.

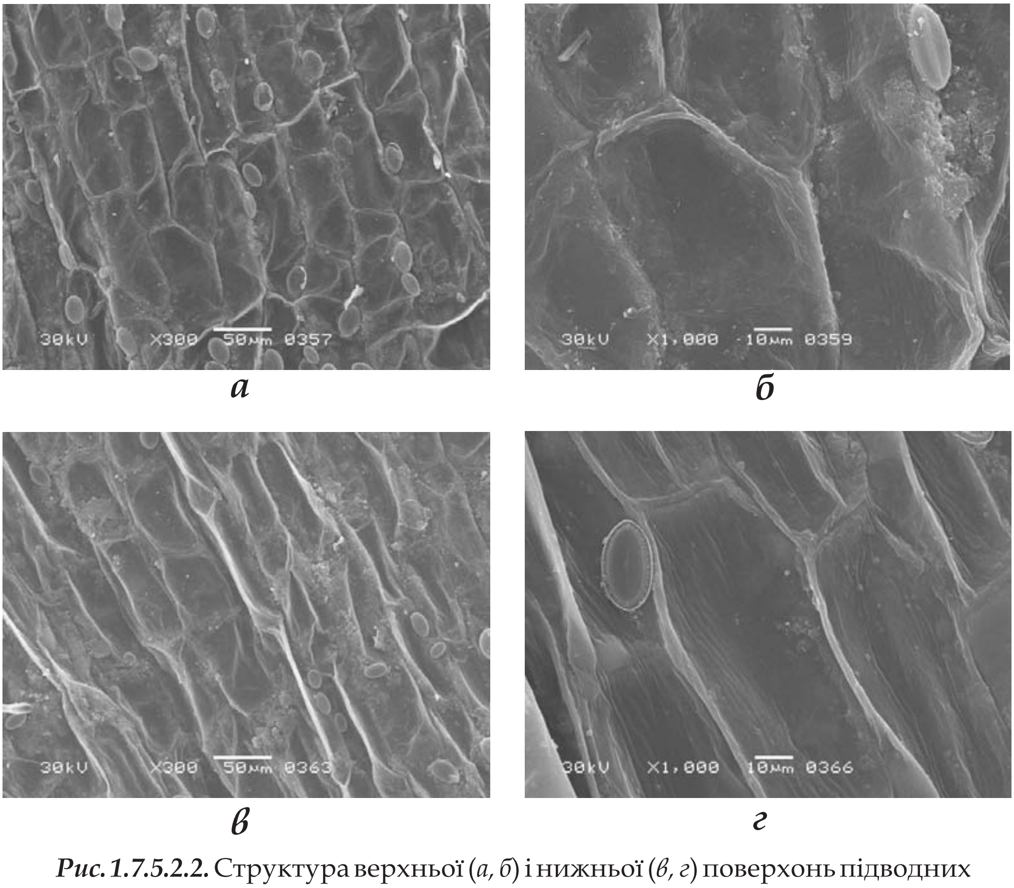


Рис. 1.7.5.2.2. Структура верхньої (*а, б*) і нижньої (*в, г*) поверхонь підводних листків *Sagittaria sagittifolia.* На епідермі продихи відсутні; одноклітинні водорості прикріплені до верхньої та нижньої епідерм

Отже, порівняльний аналіз структури епідерми підводних і надводних листків стрілолиста показав, що в надводних листках незалежно від форми їхньої пластинки спостерігається наявність воскового нальоту; кількість якого на одну клітину була більша у стрілоподібних пластинках порівняно з продовгуватими. Відсоток клітин із восковим нальотом у продовгуватих пластинках був меншим, ніж у стрілоподібних: в 2,5 раза на верхній епідермі та у чотири рази – на нижній.

Причинами меншого вмісту воскового нальоту у продовгуватих листків у порівнянні із стріловидними листками можуть бути як екзогенні, так і ендогенні фактори. Можливо, що цей феномен є адаптивною ознакою на зниження дії прямого сонячного освітлення на надводні листки продовгуватої форми, оскільки стрілоподібні листки піднімаються вище над водною поверхнею, ніж продовгуваті.

Крім цього, в надводних продовгуватих листків продиховий індекс на обох поверхнях епідерми був нижчий, ніж у надводних стрілоподібних листках. Отже, у стрілоподібних листків, які піднімаються вище над поверхнею води, ніж продовгуваті листки, продиховий індекс підвищений аналогічно, як у листків суходільних рослин (Вовк, 1984).

Відомо, що віск, який утворюється на зовнішній стороні клітин епідерми, гальмує транспірацію та відбиває ультрафіолетові промені світла (Kalattukudy, 1996; Kerstiens, 1996). У стрілолиста звичайного воску було значно більше у стрілоподібних листках порівняно із продовгуватими надводними листками. Враховуючи вищевідмічені дані літератури та отримані нами результати, можна припустити, що у продовгуватих листків стрілолиста, що знаходяться ближче до водної поверхні, ніж стрілоподібні листки, кутикулярна транспірація значно інтенсивніша, ніж у стрілоподібних листках. Наявність воскового нальоту випуклої форми на епідермі двох типів надводних листків стрілолиста, очевидно, сприяє збереженню водного статусу та регуляції поглинання певної частини фотонів світла воском (Лансберг, 1986).

Механізм збільшення кількості та щільності воскового нальоту на поверхні стрілоподібних надводних листків можна також пояснити й дією ендогенних факторів. Відомо, що в епідермальних клітинах, збагачених воском, зокрема, в листках і стеблах суходільних рослин, особливо у листках сукулентів, виявлені ліпід транспортуючі білки, які беруть участь у транспортуванні та секреції фосфоліпідів у периплазматичний простір (Clark et al., 1992; Clark, Bohnert 1993; Clark, Bohnert 1999). Нещодавно були ідентифіковані гени (*Ltp, LTPs* та *WAX9*), які відповідають за транскрипцію цих ліпід транспортуючих білків. У разі експресії відповідних генів у клітинах епідермісу виявлено ефект накопичення відповідної мРНК (Clark, Bohnert 1993; 1999). Як відбувається регуляція синтезу воску в епі-

дермі поки невідомо. Ми можемо лише припустити, що відмінності по наявності воскового нальоту в надводних листках стрілолиста та його відсутності в епідермі підводних листків, можуть бути наслідком генетичної пластичності, в наслідок якої відбувається інгібування синтезу попередників воску (C_{12}–, C_{14}– і C_{16}–ω–гідроксижирних кислот) і віск-синтетази (fatty acyl–coenzyme A: fatty alcogol acyltransferase), субстратами для якої є інтегральні мембранні білки (Hauke, Schreiber, 1998; Lardizabal et al.., 2000).

1.7.5.3. *Nuphar lutea*

Плаваючі листки. Дослідження верхньої та нижньої поверхонь плаваючих листків *Numphar lutea* **(**глечиків) показало, що листки цієї форми належать до амфістоматичного типу (рис. 1.7.5.3.1, *а–в;* дивись вставку XI). Спільні ознаки для обох епідерм: тип продихів (парацитний), їхня форма (округла або овальна), наявність кутикулярної борозди по периметру всіх клітин завширшки 2,8 ± 0,7 мкм (рис. 1.7.5.3.1, *б, е*), відмінні ознаки – щільність продихів та їхні розміри.

Верхня поверхня листків. Продихи на верхньому епідермісі дещо підняті над поверхнею, як і кутикулярні гребені. Звивисті гребені кутикули тягнулися вздовж листкової пластинки, іноді досягали 100 мкм у довжину. Відмінності в структурних ознаках верхнього та нижнього епідермісів проявлялися в розмірах продихів та їхній щільності (табл. 1.7.5.3.1).

Щільність продихів на нижньому епідермісі більша, ніж на верхньому. Продихи на верхній поверхні (розміром 12,9 ± 1,3 x 9,9 ± 0,4 мкм) різні за формою: округлі або овальновидовжені. Зовнішні продихові виступи утворюють веретеноподібний ободок. Порові оболонки замикаючих клітин гладенькі. Антиклінальні оболонки побічних клітин хвилясті. Продиховий індекс неможливо було підрахувати через відсутність чіткого розподілу окремих клітин епідермісу. Тому ми підраховували кількість продихів на одиницю поверхні. Середня щільність продихів на 1 мм^2 площі становила 778 ± 24.

ТАБЛИЦЯ 1.7.5.3.1. **Ознаки продихів плаваючих листків *Nuphar lutea***

Ознака	Верхня поверхня	Нижня поверхня
Щільність продихів на 1 мм^2	778 ± 24	1090 ± 80*
Довжина продихів, мкм	12,9 ± 0,7	25 ± 2,1*
Ширина продихів, мкм	9,9 ± 0,4	17 ± 0,8*

Примітка: * *P ≤ 0,05* (При порівнянні ознак нижньої й верхньої поверхонь листків)

Нижня поверхня листків. Клітини нижньої епідерми плаваючих листків *N. lutea* характеризуються наявністю високих (від 7 до 10 мкм) кутикулярних гребенів. Їхня ширина також коливається від 4 до 8 мкм (рис. 1.7.5.3.1, *в–е;* див. вставку XI). На нижній епідермі виявляються чашоподібні гідропоти (рис. 1.7.5.3.1, *д, е*) зі звивистими клітинними стінками. Середній розмір основи гідропоти становить 23 ± 2,1 мкм (в діаметрі), щільність – 290 ± 18 шт. на 1 мм^2.

Нижня поверхня листкової пластинки вкрита водоростями, що розміщувалися на кутикулярних гребенях і поміж ними (рис. 1.7.5.3.1, *д, е*). Продихи вкриті кутикулою, округлі або злегка видовжені, опуклі, продихова щілина помітна слабо; периферія продихів оточена кутикулярним гребенем, який іноді перетинає центр продихів. Розмір продихів по довгій осі становив ≈ 25 мкм, короткій ≈ 17 мкм. Середня щільність продихів на 1 мм^2 площі була більшою, ніж така на верхній поверхні. Часто на нижній поверхні листка можна спостерігати високі (10–15 мкм) кутикулоподібні пагорби (рис. 1.7.5.3.1, *г*), які, піднімаючись над нижньою поверхнею, утворюють повітряний простір, завдяки якому відбувається дифузія газів між поверхнею пластинки й тим об'ємом повітря, що попадає під плаваючий листок.

Підводні листки. Дослідження ультраструктури підводних листків *N. lutea* показало, що на верхній і нижній поверхні пластинки продихи відсутні (рис. 1.7.5.3.2; див. вставку XII). Клітини верхньої епідерми мають неправильну форму: від чотиригранної до полігональної форми зі злегка заокругленими на полюсах клітин антиклінальними оболонками (рис. 1.7.5.3.2, *а, б*).

Антиклінальні оболонки вкриті шаром кутикули (2,4 ± 0,4 мкм), що утворює над поверхнею клітин гребінь і надає змогу розрізнити краї клітин. Розмір клітин по довгій осі сильно варіює від 20 до 50 мкм, середній розмір короткої осі – 20 ± 3,4 мкм. Поверхня клітин нерівна, в ній розрізняються невеликі зморшки кутикули (рис. 1.7.5.3.2, *б*).

Клітини нижньої епідерми за формою та наявністю кутикулярних гребенів по краях клітин подібні клітинам верхньої епідерми. Особливістю структури нижньої поверхні підводних листків глечиків є гідропоти чашоподібної форми (рис. 1.7.5.3.2, *в – є*) зі звивистими товстими клітинними оболонками, що утворюють заглибини «чаші», подібної до таких, які характерні для гідропот у нижній епідермі плаваючих листків. Підводні листки (майже однакові за розміром і формою) з однієї розетки рослини відрізнялися за структурою гідропот.

У одних листків гідропоти мали вигляд округлих (діаметр близько 15 мкм) або овальних чашоподібних структур (розміром – 23–26 х 13–15 мкм), навколо яких піднімався кутикулярний ободок

основних (сусідніх) клітин епідерми. На поверхні основних клітин виявлялись невеликі зморшки кутикули (рис. 1.7.5.3.2, *г, д*) подібні до таких на верхній епідермі. Структурних з'єднань між окремими гідропотами не спостерігали.

У інших підводних листках гідропоти були з'єднані між собою та з поверхнею основних клітин епідерми щупальцеподібними численними кутикулярними тяжами, що відгалужувалися від стінок гідропоти (рис. 1.7.5.3.2, *е, є,* стрілки). Середня щільність гідропот досить висока, і становить 240 ± 21 шт./мм^2 площі поверхні. Кутикулярний ободок по периферії основних клітин епідерми був ледве помітним.

Відомо, що підводні (розеточні) листки у однієї особини *N. lutea* можуть різнитися за віком (Cutter, 1957): одні лишаються з літа й перезимовують до наступного вегетаційного періоду, інші починають формуватися лише навесні. Крім того, відомо, що кутикула, беручи участь у водному транспорті клітин, з віком листків і зі змінами оточуючих умов, в яких формуються листки, може змінювати свою структуру, розмір (гребенів) і склад (Frost–Christensen et al., 2003; Frost–Christensensen, Floto, 2007; Holloway, 1982, *a, b*).

За даними дослідників (Luttge, Kraft, 1969; Wilkinson, 1979), гідропоти виконують секреторну та абсорбційну функції, транспортуючи іони й воду з водного оточення у листки й корені (Luttge, Kraft, 1983). Враховуючи вищезазначені дані літератури й одержані нами експериментальні результати по структурі гідропот підводних листків *N. lutea*, можна зробити наступні припущення:

1) кутикулярні тяжі, що з'єднують гідропоти між собою та з поверхнею оболонки основних епідермальних клітин, служать для збільшення площі транспортних процесів у «молодих» підводних листках;
2) кутикулярні з'єднання гідропот тимчасові, у «старих» підводних листках гідропоти не з'єднуються між собою структурними тяжами;
2) кутикулярні тяжі, що з'єднують гідропоти, необхідні для підтримання чашоподібної форми гідатод у «молодих» підводних листках.

Ультраструктура гідропот і механізми їх функціонування поки невідомі.

Отже, проведені дослідження показали суттєву відмінність у структурних ознаках надводних і підводних листків *N. lutea,* які проявлялися у відсутності продихів у підводних листках. Ці результати подібні даним по структурі підводних листків стрілолиста звичайного, що описано в попередньому підрозділі.

Враховуючи дані про суттєві відмінності структури верхньої й нижньої поверхонь надводних листків *N. lutea,* а також відомості літератури

про продихову та кутикулярну транспірацію, можна припустити, що в надводних і плаваючих листках *N. lutea* транспірація відбувається переважно через верхню поверхню епідерми. Водний та іонний транспорт у підводних і надводних листків глечиків, очевидно, відбувається через гідропоти нижніх епідерм аналогічно іншим видам родини *Nymphaeaceae* (Lüttge, Krapf, 1969; Carpenter, 2006).

1.8. УЛЬТРАСТРУКТУРНІ ОЗНАКИ КЛІТИН ЛИСТКІВ І КОРЕНІВ

Ультраструктура клітин підводних і надводних листків рослин, для яких характерна гетерофілія, багато в чому подібна до структури клітин підводних листків гідрофітів, що не є гетерофільними рослинами, та до структури клітин листків суходільних рослин, які були затоплені. Тому спочатку варто зупинитися на характеристиці ультраструктурних особливостей останніх. Функціонування листків гідрофітів під водою чи органів суходільних рослин, які були затоплені, спричиняє зміни ультраструктури клітин, насамперед хлоропластів фотосинтезуючих підводних і надводних органів, а також мітохондрій і клітинних оболонок тканин коренів (Pomeroy, Andrews, 1979; Sarkar et al., 2008). Численні дослідження стосуються в основному вивчення функціональних особливостей фотосинтезуючого апарату підводних і надводних листків (див. наступний підрозділ). Стосовно ультраструктури клітин в умовах затоплення, то такі дані малочисленні.

Дані щодо ультраструктурної характеристики клітин листків і стебел, які перебували під дією затоплення різнобічні. Деякі автори стверджують відсутність змін на рівні ультраструктури. Через 4 доби після затоплення рослин *Helianthus annuus* L. в ультраструктурі хлоропластів і мітохондрій листків змін не виявлено. Відмічено лише збільшення рівня крохмалю у хлоропластах (Wample, Davis, 1983). Тим часом інші дослідники виявили суттєву роль ліпідів у відповіді клітин на анаеробіоз, а саме: в дослідах із використанням мічених молекул експериментально доведено включення мітки у фосфо–, гліко– та нейтральні ліпіди стебел *Oryza sativa* (рису посівного) в анаеробних умовах. Як наслідок – вміст цитоплазматичних ліпідних крапель у паренхімних клітинах стебел рису суттєво збільшувався (Vartapetian et al., 1978). Під час затоплення в надземних органах рослин відбувається накопичення метаболітів: у 3-4 рази збільшується вміст етанолу в листках озимого жита та пшениці (Бе-

летская, 1977; Craword, 1977), багатьох трав (Beard, Martin, 1970) і листках деяких сільськогосподарських рослин (Kawase, 1972), що супроводжується порушенням функціонування мітохондрій.

Нетривале зимове затоплення викликало певні зміни в ультраструктурі клітин апікальної меристеми проростків пшениці *Triticum aestivum* L. та ячменю *Hordeum vulgare* L. У проростків, які не затоплювалися, клітини містили велике ядро, численні мітохондрії, цистерни ЕР. Після триденного затоплення, на фоні зниження росту, спостерігали утворення концентричних структур ендоплазматичним ретикулумом, пластиди витягувались або ж набували неправильну форму, в ядрі утворювалися великі петелькоподібні структури з мембран ядерної оболонки. Після тритижневого затоплення деструкційні зміни посилювалися (Pomeroy, Andrews, 1979).

Короткочасне (до шести годин) водне затоплення проростків гарбуза *Cucurbita pepo* викликало деструкцію мітохондрій у клітинах колеоптилів: мітохондрії спочатку розбухали, а потім відбувалася руйнація мембран органели; ці органели втрачали здатність до окисного фосфорилювання, у клітинах збільшувалися як вміст АТФ, так і співвідношення АТФ до АДФ. Якщо умови аерації нормалізувалися, то відбувалася їхня реадаптація: структура мітохондрій поновлювалася, їхнє функціонування нормалізувалося (Vartapetian, et al., 2003).

Характерною особливістю підводних листків гетерофільних рослин і листків гідрофітів є наявність хлоропластів у клітинах епідермісу, розмір таких клітин менший, ніж клітин паренхіми. Контакт фотосинтезуючих епідермальних клітин із зовнішнім оточенням здійснюється через формування значного розміру закручувань плазмалеми в периплазматичному просторі, подібно до такого, як це описано в *Elodea canandensis* (Rascio et al., 1991) та у *Vallisneria spiralis* (Rascio, 2002) .

Заслуговують на увагу дослідження ультраструктури підводних листків *Eleocharis retroflexa* (Poir.) Urb та листків суходільних форм цієї рослини (Ueno et al., 1998). У суходільних рослин листки були «стоячі». На рівні світлової мікроскопії вони мали незвичайну Кранц–анатомію. Клітини обгортки не мали хлоропластів; такі клітини за структурою нагадували паренхімні клітини. У підводних листків Кранц–клітини були меншими, ніж у суходільних, хоча розміри продихів у підводних і суходільних не відрізнялися. У підводних листків деякі клітини епідермісу містили хлоропласти. Вивчення ультраструктури Кранц–клітин у суходільних форм показало, що хлоропласти характеризувалися добре розвиненими гранами, діаметр мітохондрій становив 0,57 ± 0,12 мкм, і вони були більші за розміри мітохондрії клітин мезофілу (0,35 ± 0,05 мкм). Клітини мезофілу та клі-

тини обгортки також містили хлоропласти з добре розвиненими гранами. Периферичний ретикулум спостерігали в хлоропластах Кранц–клітин і в хлоропластах мезофілу. Щільність хлоропластів та інших органел у клітинах підводних листків була нижчою. Тобто анатомічні та ультраструктурні характеристики були подібні у досліджуваних клітинах суходільних і підводних листків цього виду (Ueno et al., 1998).

Дослідження ультраструктури листків прісноводного гідрофіта *Elodea canandensis* показали, що хлоропласти характеризуються добре розвинутою системою гран, у стромі виявляються типові пластоглобули та невеликі зерна крохмалю. Мітохондрії мають трубчасті кристи, гранулярний ЕР і невеликі диктіосоми (Esposito et al., 2007).

Китайські дослідниками здійснили ретельне вивчення формування склереїд у мезофілі плаваючих листків видів *Nymphoides coreana* H. Lev. Hara і *Nuphar schimadai* Hayata із озер о. Тайвань (Kuo-Huang et al., 2000). Склереїди – це структурні елементи стебла та листків, що складаються з кам'янистих клітин і містять оксалат кальцію. Дослідники спостерігали утворення склереїд на межі з повітряними порожнинами та у повітряних лакунах губчастої паренхіми листків на рівні світлової мікроскопії. Вивчення ультраструктури склереїд у плаваючих листках *N. coreana* показало, що на початку розвитку склереїд їхні клітини мали велику вакуолю й тонкий шар щільної цитоплазми. Клітини за структурою нагадували типові клітини паренхіми молодого листка, які ростуть розтягуванням: невеликі пластиди зі слабо розвиненою ламелярною структурою, гранулярний ЕР, численні групи диктіосом, мітохондрії конденсованого типу. В *N. schimadai* ультраструктура склереїд була подібна, тільки на їхній зовнішній оболонці формувалися кристали, які, очевидно, складаються із оксалату кальцію, оскільки вони розчинялися у гідрохлорній кислоті. Ці кристали утворювалися між первинною оболонкою материнських клітин склереїд та їхньою цитоплазматичною мембраною. Кристали склереїд під електронним мікроскопом електроннопрозорі, вони проривають клітинну оболонку й «виходять» у міжклітинники мезофілу. Після утворення кристалу формується товста вторинна клітинна оболонка. Потовщення відбувається із внутрішнього боку цитоплазми доти, поки вторинна клітинна оболонка не обгорне всю склереїду. Вторинні оболонки стають лігніфікованими (Kuo-Huang та ін., 2000). Механізм початку кристалізації кальцію поки невідомий. Подібні кристали кальцію описані й у інших видів рослин. Автори розглядають кристали оксалату кальцію як поживні речовини для апопластного живлення. Їхня наявність описана в центральних вакуолях клітин квасолі (Kuo-Huang, Zindler-Frank, 1998) або ж клітин *Lemna minor* L. (Franceschi, 1987). Зрідка склереїди спостерігаються й в інших водних рослин (Chiang, Huang, 1984).

1.8.1. Листки *Sium latifolium*

S. latifolium, що зростав у воді характеризується гетерофілією: на одному пагоні розміщуються листки різної форми: підводні (двічі- або тричіперисторозсічені з ниткоподібними частками), надводні (пірчасторозсічені з ланцетоподібними частками) та «перехідні» листки, у яких пластинка була над водою, а черешок – під водою (за формою пластинки подібні до підводних) (див. підрозділ 1.3.3 і рис. 1.3.1 у вставці ІІ). Дослідження ультраструктури трьох типів листків веху широколистого показало наявність як спільних ознак, так і певні відмінності в ультраструктурі клітин мезофілу (Недуха, 2004).

Підводні листки. Аналіз ультраструктури клітин мезофілу підводних листків показав, що клітини палісади й губчастого мезофілу мали велику центральну вакуоль; цитоплазма з органелами розміщувалась уздовж клітинних оболонок. Хлоропласти палісадного й губчастого мезофілу лінзоподібної або видовженої форми (залежно від площини зрізу) мали подібну ультраструктуру. Число хлоропластів на зрізі клітини палісадної паренхіми становило 9,0 ± 2,4; на зрізі губчастої паренхіми 6,7 ± 0,3 (табл. 1.8.1.1). Середній розмір хлоропластів становив 4,3 х 1,2 мкм, мембранна система гранального типу (рис. 1.8.1.1, *а, б*), добре розвинута, зерна крохмалю виявлялися рідко. Характерною особливістю пластид була наявність великої кількості тилакоїдів у грані (табл. 1.8.1.2), діаметр яких коливався від 0,2 до 0,4 мкм, кількість гран на зрізі хлоропласта варіювала від 6–8 до 12–14. В деяких хлоропластів тилакоїди гран і строми характеризувалися підвищеною електронною щільністю. Зрідка в щільній стромі спостерігали пластоглобули діаметром до 50 нм. Мітохондрії мали розвинуту систему крист (рис. 1.8.1.1, *в*). В цитоплазмі виявлено багато рибосом, ендоплазматичний ретикулум гранулярного типу. Ширина клітинних оболонок становила 0,2–0,4 мкм. Ядро округле чи злегка витягнуте, нуклеоплазма щільна, в ядерці виявляли гранулярний та фібрилярний компоненти (рис. 1.8.1.1, *г*).

«Перехідні» листки. Клітини мезофілу перехідних листків (черешок яких був занурений у воду, а пластинка – над водою) відрізнялись за ультраструктурними ознаками. Умовно ми поділили їх на два типи: в одних ультраструктура ендомембран і органел характеризувалася інтактністю (рис. 1.8.1.2, *а, б*), в інших – спостерігали деструкцію органел і ендомембран (рис. 1.8.1.2, *в, г*).

В клітинах першого типу мітохондрії були конденсованого типу, апарат Гольджі представлений групами коротких диктіосом, ендоплазматичний ретикулум гранулярний. В гіалоплазмі видно рибосоми й полісоми.

Ширина клітинної оболонки становила 0,3–0,4 мкм. Хлоропласти відрізнялися від таких в клітинах попереднього варіанта лінійними розмірами, кількістю зерен крохмалю (табл. 1.8.1.1) і тилакоїдів в гранах (табл. 1.8.1.2); гран з 20 і більшою кількістю тилакоїдів було майже в 2,5 раза менше, ніж в хлоропластах підводних листків.

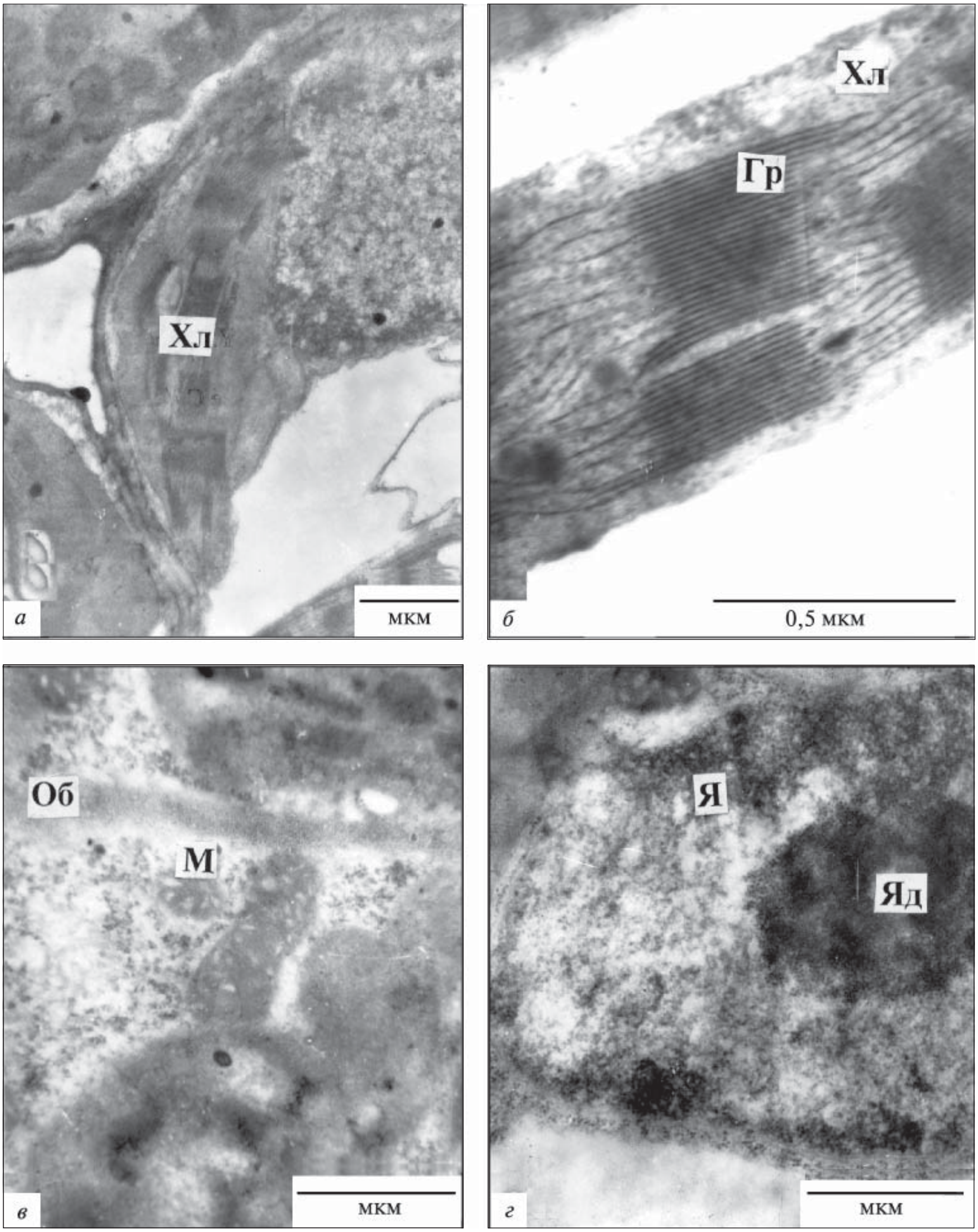


Рис. 1.8.1.1. Фрагменти клітин мезофілу підводних листків *Sium latifolium*: М – мітохондрія, Хл – хлоропласт, Гр – грана, Об – клітинна оболонка, Я – ядро, Яд – ядерце; *а,б* – палісадна паренхіма, *в, г* – губчаста паренхіма

Особливістю таких клітин була наявність майже округлих електронно-щільних утворень розміром 10–15 нм, що контактували з мембранами оболонок органел і цитоплазматичною мембраною (рис. 1.8.1.2, *а, б*). В клітинах другого типу (рис. 1.8.1.2, *в, г*) виявлено чіткі ознаки деструкції, характерні для клітин, що старіють: порушення інактності цитоплазматичної мембрани й тонопласту, деструкція нуклеоплазми й ущільнення ядерця, в цитоплазмі – підвищена електронна щільність органел.

ТАБЛИЦЯ 1.8.1.1. **Кількісна характеристика хлоропластів клітин мезофілу *Sium latifolium***

Тип листка	Кількість хлоропластів на зрізі різних клітин мезофілу		Розмір хлоропласта, мкм		Розмір крохмального зерна, мкм		Кількість зерен крохмалю на зрізі хлоропласта
	Палісадний	губчастий	довга-вісь	коротка-вісь	довга-вісь	коротка-вісь	
Підводний	9,0 ± 2,4	6,7 ± 0,3	4,3 ± 0,3	1,2 ± 0,1	1,4 ± 0,1	0,6 ± 0,19	0,7 ± 0,1
«Перехідний»	10 ± 0,1	6,5 ± 0,3	6,0 ± 0,2	1,9 ± 0,1	1,3 ± 0,1	0,5 ± 0,1	2,3 ± 0,2
Надводний	7,5 ± 0,3	6,6 ± 0,4	4,4 ± 0,1	1,3 ± 0,1	1,2 ± 0,1	0,3 ± 0,02	1,1 ± 0,1

ТАБЛИЦЯ 1.8.1.2. **Кількісна характеристика тилакоїдів хлоропластів мезофілу *Sium latifolium***

Тип листка	Розподіл гран за кількістю тилакоїдів, %				
	2 - 3	4 - 6	7 - 10	10 - 20	понад 20
Підводний	–	8,6	26,6	30,0	34,8
«Перехідний»	11,1	18,5	14,8	40,8	14,7
Надводний	5,3	66,2	28,5	–	–

ТАБЛИЦЯ 1.8.1.3. **Вміст пігментів у листкових пластинках *Sium latifolium***

Пігменти	Листок		
	підводний	«перехідний»	надводний
Хлорофіл *a*			
мг/г сирої маси	0,654	0,411	1,053
мг/г сухої маси	1,712	2,020	1,316
Хлорофіл *b*			
мг/г сирої маси	0,443	0,315	0,391
мг/г сухої маси	1,180	1,298	0,510
Сума хлорофілів (*a*+*b*)			
мг/г сирої маси	1,097	0,726	0,391
мг/г сухої маси	2,892	3,318	1,826
Каротиноїди			
мг/г сирої маси	1,179	0,114	0,598
мг/г сухої маси	3,148	0,310	0,780
Відношення хлорофілу а/*b*			
на сиру масу	1,48	1,31	2,69
на суху масу	1,45	1,55	2,58

Хлоропласти характеризувались щільною стромою або ж її повною просвітленістю, в стромі спостерігали зерна крохмалю й пластоглобули; зруйновані тилакоїди гран і строми мали високу електронну щільність. В стромі хлоропластів було багато пластоглобул, рибосом не спостерігали. Гранулярний ендоплазматичний ретикулум, рибосоми й полісоми не виявлялися. В таких клітинах спостерігали округлі або овальні електронно-щільні утворення (розміром 10–100 нм), що контактували з ендомембранами: оболонками органел, цитоплазматичною мембраною й ендоплазматичним ретикулумом (рис. 1.8.1.2, *в, г*). Такі формування за локалізацією та розмірами нагадують кальцієві сайти в клітинах коренів і листків *Alisma plantago-aquatica*, коренів гороху (Белявская, 1994; 2003; Кордюм и др., 2003).

Надводні листки. Органели в клітинах мезофілу *S. latifolium* розміщувались уздовж оболонок (рис. 1.8.1.3, *а–г*). Форма хлоропластів в клітинах палісадної й губчастої паренхіми залежно від площини зрізу була лінзоподібною або злегка видовженою (рис. 1.8.1.3, *б, г*). Хлоропласти містили крохмальні зерна (табл.1.8.1.1); численні грани складалися з невеликої кількості тилакоїдів (табл. 1.8.1.2) з діаметром 0,2–0,5 мкм. В щільній стромі пластид видно рибосоми.

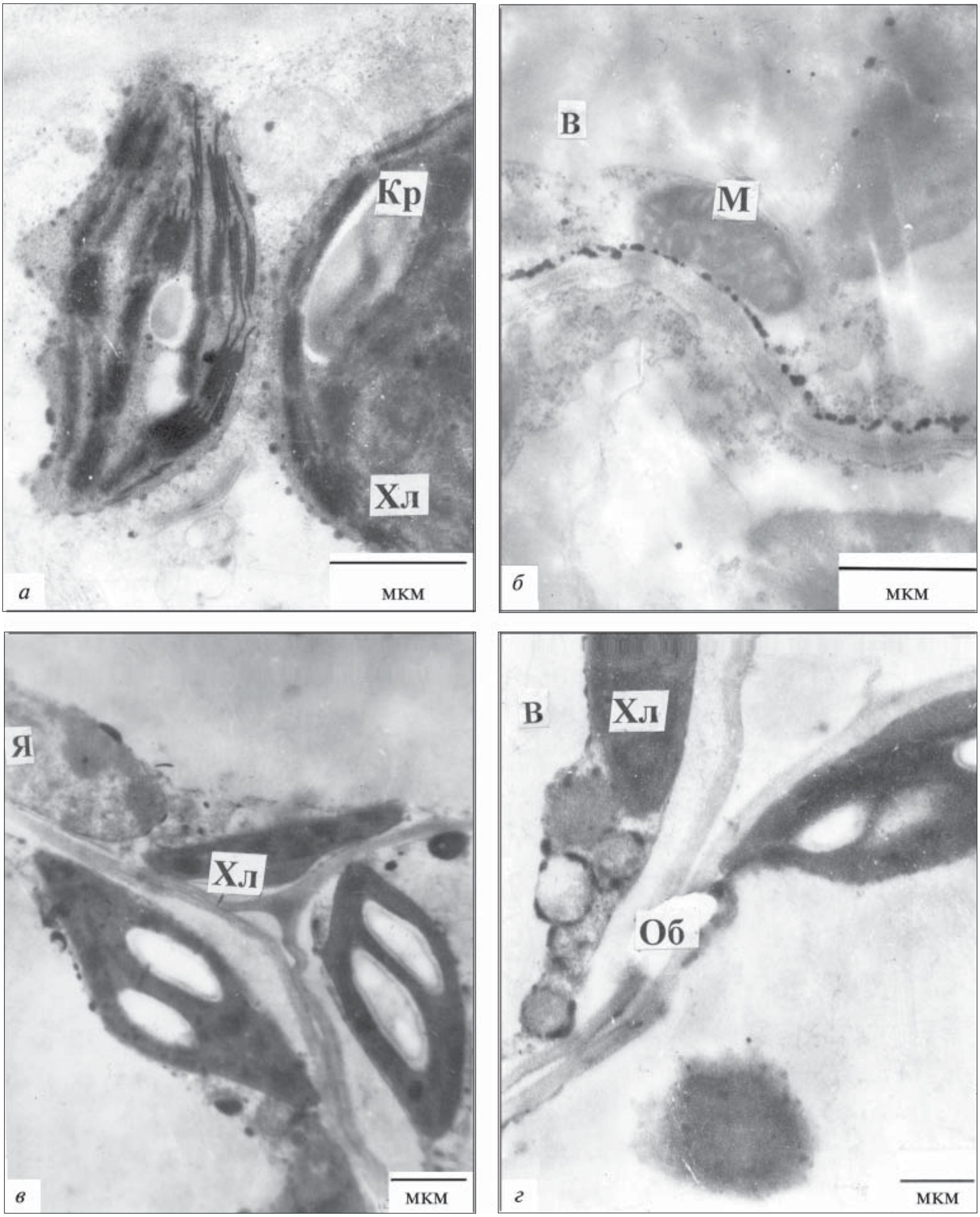


Рис. 1.8.1.2. Фрагменти клітин мезофілу «перехідних» листків *Sium latifolium*: М – мітохондрія, Хл – хлоропласт, Об – клітинна оболонка, Я – ядро; *а, б* – губчаста паренхіма, *в, г* – палісадна паренхіма

Мітохондрії конденсованого типу, округлі або злегка витягнуті, їх розмір по довгій осі становив 0,5–0,8 мкм. Часто спостерігали контакти мітохондрій з хлоропластами. В цитоплазмі багато рибосом; короткі канали гранулярного ендоплазматичного ретикулуму розміщувались уздовж оболонок. Апарат Гольджі був представлений групами диктіосом з 3–4 цистерн і кількох пухирців. Ядро округле чи овальне з нещільною нуклеоплазмою (рис. 1.8.1.3, *а, г*).

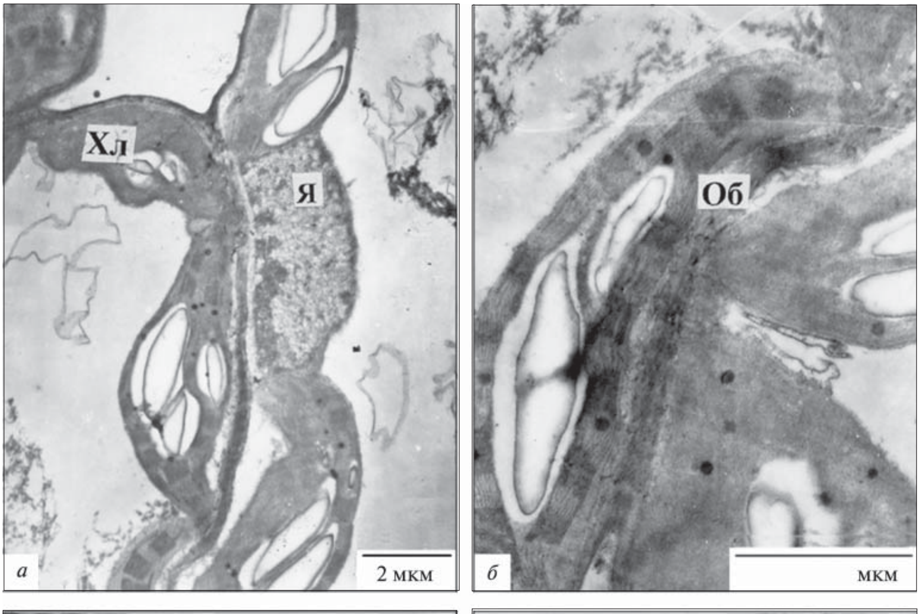


Рис. 1.8.1.3. Фрагменти клітин мезофілу надводних листків *Sium latifolium*: Хл – хлоропласт, Об – клітинна оболонка, Я – ядро; *а, в* – палісадна паренхіма, *б, г* – губчаста паренхіма

Вміст фотосинтезуючих пігментів, в т.ч. хлорофілів *a* та *b*, а також каротиноїдів, відрізнявся в підводних і надводних листках (табл. 1.8.1.3). Якщо порівнювати їх вміст на сиру масу, то вміст хлорофілу *a* в надводних листках був майже удвічі більшим порівняно з таким в підводних, тимчасом як його вміст на суху масу був більшим в підводних і «перехідних» листках. Вміст хлорофілу *b* (на суху масу) був вищим в підводних і перехідних листках. Визначено, що сума хлорофілів *a* + *b* (на суху та сиру масу) також була достовірно більшою в підводних і «перехідних» листках порівняно з надводними. Відношення хлорофілу *a* до хлорофілу *b* було в 1,7-1,9 раза більшим (на сиру й суху масу) в надводних листках.

Отже, ультраструктурний аналіз клітин листків гетерофільної рослини – веху широколистого показав, що структура клітин мезофілу підводних і надводних листочків веху типова для клітин мезофітних суходільних рослин (Гамалей, Куликов, 1978). Однак ми виявили специфічні риси структури, характерні лише для підводних листків. Перша особливість – це наявність гран з великою кількістю тилакоїдів. Як відомо, ця ознака є типовою для хлоропластів листкових пластинок тіньовитривалих рослин і зумовлена посиленим синтезом хлорофілу *b* (Горышина, 1989; Николаева, Власова, 1990). З урахуванням того, що водна поверхня частково відбиває та поглинає світло (Ландсберг, 1986), можна констатувати, що підводні листки водного екотипу веху одержували значно менше світла, ніж надводні, що впливало на їхню структуру.

Другою особливістю структури хлоропластів підводних листків веху широколистого, що відрізняє їх від хлоропластів надводних листків, є менша кількість зерен крохмалю в пластиді. Кількість зерен крохмалю в хлоропластах підводних листків була в 1,7 раза нижчою, ніж в хлоропластах надводних листків і утричі меншою порівняно з хлоропластами «перехідних» листків. Ми припускаємо, що для підводних листків характерне зниження синтезу крохмалю. Це підтверджується даними Г.Ф. Некрасової з співав., які радіоізотопним методом вивчали інтенсивність фіксації CO_2 та вміст продуктів фотосинтезу в підводних і надводних листках 42 видів гідрофітів і встановили, що в рослинах із зануреними у воду листками було суттєво меншим включення ^{14}C в цукрозу й крохмаль (в середньому, відповідно, 30 і 9%) порівняно з надводними й плаваючими (45 і 15%) листками, водночас у них виявлено в 1,5 раза більше ^{14}C у С4–кислотах (Некрасова, и др., 2003).

Ще одна виявлена нами особливість підводних листків веху – високий вміст хлорофілу *b* і знижене майже удвічі відношення хлорофілу *a*/*b* порівняно з такими же показниками надводних листків. Як відомо, ці ознаки характерні для рослин, що ростуть у затінку та в умовах низької

освітленості (Силаева, 1978; Горышина, 1989) З урахуванням цих даних і відомостей літератури про те, що хлорофіл *b* переважно зосереджується у тилакоїдах гран (Гудин, Мерсер, 1986), можна говорити про кореляцію структури хлоропластів підводних листків веху й вмісту в них пігментів.

Описані нами часткова деструкція мембран (тонопласту й плазмалеми), зниження чи повна відсутність рибосом в цитоплазмі певної частини клітин мезофілу «перехідних» листків є типовими для листків, що старіють (Гамалей, Куликов, 1978), та для мезофілу листків в умовах впливу на рослину несприятливих факторів (Силаева, 1978). Виявлені нами в таких клітинах електроннощільні утворення за формою, розмірами та локалізацією подібні глобулярним утворенням, відомим у літературі як кальцієві сайти рослинних та тваринних клітин (Белявская, 1994; 2003). Останні утворюються в разі підвищення рівня цитоплазматичного кальцію вище фізіологічного як внаслідок інгібування активності Ca^{2+}–АТФази плазмалеми, так і при активації перекисного окислення ліпідів цитоплазматичної мембрани, що призводить до порушення кальцієвого балансу клітин та їх старіння (Roux, Slocum, 1982; Белявская, 1994; 2003) .

Поява великої кількості добре розвинутих мітохондрій в клітинах мезофілу підводних і перехідних (плаваючих) листків в рослин веху на фазі вегетативного розвитку свідчить про те, що інтенсивне дихання відбувається одночасно з фотосинтезом, забезпечуючи клітини утворенням АТФ, що необхідно для синтезу цукрів і полісахаридів при рості рослини (Kromer, 1995). Крім того, збільшення популяції мітохондрій в клітинах мезофілу перехідних листків з ознаками деструкції інших органел, очевидно, може свідчити про індукцію запрограмованої смерті у відповідь на збільшення в клітинах активних форм кисню. Подібний феномен описаний раніше в клітинах *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh., що призводило до виснаження АТФ, окисного вибуху й наступної клітинної смерті (Keiko Yoshinaga et al., 2002; Maike et al., 2004). Поява в клітинах мезофілу перехідних листків веху широколистого великої кількості пероксисом, що контактують з хлоропластами, очевидно, свідчить про посилення фотодихання в клітинах перехідних листків поряд з ознаками старіння.

1.8.2. Аеренхіма листків, стебел і коренів

Для підтримання життєдіяльності затоплених рослин (на різних глибинах) у вищих водних рослин утворюється довгий міжклітинний газовий простір, який характерний для всіх судинних рослин. У гідрофітів (гетерофільних і гомофільних рослинах) газові лакуни ведуть до утворення аеренхіми, що функціонує для акумуляції та транспорту газів (Dalla Vecchia et al., 1995; 1999; He et al., 1999). Дані щодо структурно–функціональної характеристики аеренхіми у вегетативних органах рослин, які зростають в умовах затоплення, в основному стосуються її формуванню в коренях і частково перебудов клітин, що забезпечують провідність газів по тканинах. Утворення аеренхіми (повітряних лакун) є відповіддю рослини на умови гіпоксії, що виникає при зростанні рослини у воді на мулистих або піщаних грунтах.

Аеренхіма займає до 60% об'єму тканин у затоплених органах (Zimnmermann, 1993). За даними Дж. Ціммермана та ін. кисень, який локалізований в аеренхімі затоплених коренів, лише частково використовується для метаболізму клітин. В основному, кисень аеренхіми використовується для окислення іонів металів, що постійно осідають щільним шаром на поверхню клітин затопленого кореня, і таким чином перешкоджають поглинанню й транспорту поживних речовин із оточуючого водного середовища в корінь. Корінь постійно використовує кисень аеренхіми саме на окислення іонів металів (найчастіше іонів заліза) до редукованих форм; таким чином, відкриваючи поверхню клітин для поглинання речовин і іонів (Crawford, 1983; Klopatek, 1978; Zimnmermann, 1993).

Ізоляція підводних органів від водного оточення досягається формуванням потовщених кутинізованих зовнішніх клітинних оболонок (Rascio et al., 1991; Dalla Vecchia et al., 1995; Sorrell et al., 1997) і формуванням гідрофобної поверхні навколо аеренхімних порожнин (Raven, 1996). Захист газових лакун від водного розчину, що транспортується по судинах ксилеми, може відбуватися шляхом закриття ззовні апопласту провідних тканин (Lersten, 1997), або формуванням ендодермоподібної обгортки навколо провідного пучка в стеблі й листках (Dalla Vecchia et al., 1999).

Аеренхімна тканина характеризується наявністю довгих газових лакун, з'єднаних одна з одною в коренях, стеблі й листках (Visser et al., 2000). Повітря з листків по аеренхімі транспортується в черешки, стебла й корені (Zimnmermann, 1993). Відомо, що прискорена дифузія газів відбувається лише в газовому середовищі, як на довгі, так і короткі відстані. Саме таким вимогам відповідає аеренхіма. Аеренхіма може утворюватися при затопленні коренів вищих водних рослин, для яких характерна

гетерофілія (Dalla Vecchia et al., 1995; 1999; He et al., 1999; Dacey, 1980). Також описано й формування аеренхіми в адвентивних коренях гомофільних рослин (Subbaian et al., 1998; Овчаренко, 2002; Кордюм, 2003, *а*; Vartapetian, et al., 2003).

Відомі два типи аеренхіми: схизогенна й лізогенна, формування яких відрізняється. Схизогенна аеренхіма формується внаслідок гідролізу серединної пластинки (Rascio et al., 1991; Drew et al., 2000); лізогенна аеренхіма – в процесі запрограмованої клітинної смерті (He et al., 1994; Pennell, Lamb 1997; Kaway et al., 1998; Jackson , Armsrong 1999; Drew et al., 2000; Evans, 2004; Justin, Armstrong, 1987). Деякі автори описують і третій шлях утворення аеренхіми при клітинному поділі або рості клітин розтягуванням: без загибелі клітин і без роз'єднання вже з'єднаних клітинних оболонок. В різних органах однієї рослини можуть бути комбінації всіх типів аеренхіми (Evans, 2004; Justin, Armstrong, 1987).

Механізм схизогенної аеренхіми в основному лишається невідомим, тоді як лізогенна аеренхіма утворюються при низькому вмісті кисню в коренях, при цьому, етилен стає індуктором її утворення. Останній феномен описаний на коренях кукурудзи при її затопленні (Drew et al.,2000). Етилен викликав запрограмовану клітинну смерть в клітинах кори з наступним формуванням аеренхіми (He et al., 1996, *a, b*) .

Аеренхіма стебла забезпечує зв'язки кореневої системи з листками. При дослідженні 14 видів рослин, які відносилися до семи родин, показано, що вміст аеренхіми в черешках корелював з виживанням рослини при повному затопленні. Кисень в стебло попадає з фотосинтезуючих листків, а в темноті – з оточуючої води через кутикулу: із стебла кисень по аеренхімі транспортується в кореневу систему (Bailey–Serres, Voesenek, 2008).

Ізоляція аеренхіми від тканин, що розташовуються поряд, досягається, як вважають дослідники, формуванням гідрофобної кутикулярної поверхні навколо аеренхімних порожнин (Rascio et al., 1994; Raven, 1996). Стан газів у повітряних лакунах не є статичним, газ рухається від листків до черешків і коренів з швидкістю до 50 см за хв. Це було встановлено при дослідженні аеренхіми в *Nuphar lutea* (Dacey, 1980).

Виявлена пряма залежність швидкості росту розтягуванням листків і стебел, що ростуть у воді на анаеробному мулі, від вмісту кисню й вуглекислого газу (Voesenek, Blom, 1999). Ріст підводних органів є прискореним порівняно зі швидкістю росту надземних органів. Такі листки, досягаючи до водної чи повітряної поверхні, функціонують як вхідні та вихідні ворота для кисню й вентиляції газів, що скупчилися в коренях і підводних пагонах (Visser et al., 1997).

При фотосинтезі кисень по аеренхімі листків під тиском транспортується до коренів. В газовому просторі аеренхіми знаходиться не лише кисень, а й CO_2, який легко проникає до всіх клітин листкової пластинки, черешка й коренів (Raven, Spicer, 1996). Концентрація CO_2 у повітрі становить 10 мМ · м$^{-3}$; концентрація CO_2 у воді може сильно змінюватися і сягати значно більших величин (до 500 мМ · м$^{-3}$) (Rebsdorf et al., 1991). У нейтральних водах (при pH води від 7 до 8,5) розчинність у воді HCO_3^- та CO_2 також може збільшуватись від 4 до 140 мМ · м$^{-3}$. Тоді як при кислих pH (нижче pH 7,0) розчинність HCO_3^- у воді значно вища, ніж розчинність у воді CO_2 (Sand-Jensen, 1983).

Дослідження ультраструктури коренів гороху *Pisum sativum* L., який піддавали затопленню (Sarkar et al., 2008) показали, що під дією гіпоксії, що виникає під час затоплення, клітини паренхіми зазнають деструктивних змін. Авторами показано наявність специфічних змін у клітинних оболонках і деградацію цитоплазматичних органел при утворенні аеренхіми. Руйнуючі клітини мали дуже тонкі клітинні оболонки; серединна пластинка між цими клітинами також піддавалась руйнації. У таких тонких оболонках лишається незначна кількість гомогалактуранів порівняно з клітинами коренів, які не були затоплені. У гинучих клітинах відбувається типова руйнація клітинних оболонок, як в процесі загибелі клітин (Sarkar et al., 2008).

Встановлено, що при перенесенні суспензійних клітин кукурудзи із аеробних умов у анаеробні відбуваються суттєві зміни у функціонуванні мітохондрій (Subbaian et al., 1998). Так на коренях проростків *Cucurbita pepo* L., які зростали в умовах анаеробіозу, виявлено суттєву деструкцію мітохондрій, що супроводжувалася виходом іонів кальцію із мітохондрій у цитозоль, а самі мітохондрії клітин коренів піддавалися деструкційним змінам або ж відбувалася адаптивна перебудова їх до функціонування в анаеробних умов. Б. Вартепетян та ін. (Vartapetian, et al., 2003) досліджували ультраструктурні зміни мітохондрій при шестигодинній тривалості анаеробіозу. Деструкцію мітохондрій спостерігали не тільки у клітинах коренів, але й у колеоптилях: мітохондрії колеоптиля цього об'єкту піддавалися деструкції, спочатку вони розбухали, а потім відбувалась руйнація мембран органели, мітохондрії втрачали здатність до окисного фосфорилювання, у клітинах збільшувався вміст АТФ та співвідношення АТФ до АДФ. Якщо аерацію відновлювали, то відбувалась їх реадаптація: структура мітохондрій відновлювалась, їх функціонування поверталося до норми (Vartapetian, et al., 2003).

У ранніх роботах багатьох дослідників описані подібні зміни мітохондрій у клітинах коренів рису посівного *Oryza sativa* при затопленні

(Vartapetian, et al., 1970; Webb, Armstrong, 1983). Ці автори також показали зміни ультраструктури мітохондрій на коренях гороху та гарбуза. Дослідниками було встановлено, що стійкість до затоплення залежить від виду та тривалості дії чинника.

Ю. Янг і К. Ванг також виявили розбухання мітохондрій і поступову їх деструкцію у клітинах коренів болотної трави (*Agrostis sp*.), які були затоплені на глибину до 5 см протягом 21 доби (Jiang, 2006). Відомо, що рослини мають адаптивні захисні механізми від дії гіпоксії. Клітини індукують синтез анаеробних захисних білків для адаптації. Вперше це було продемонстровано при вивченні анаеробіозу на сіянцях рису (Maslova et al., 1975); авторами виявлено сім стресових білків у рисі після шестидобового анаеробіозу, що супроводжувалося стимуляцією активності алкогольдегідрогенази, тоді як інші автори (Sachs et al., 1980) виявили значно більшу кількість (до двадцяти) стресових анаеробних білків. Подібні білки виявлені також і у коренів *Acorus calamus* L. при тривалому зимовому анаеробіозі (Bucher et al., 1996).

Необхідно відмітити, що водні рослини, а саме їх корені відкладають у запас значну кількість крохмалю, який відіграє суттєву роль при анаеробіозі у зимовий період, цей крохмаль може використовуватись затопленою рослиною для дихання в процесі гліколізу (Henzi, Brändle, 1993; Hanhijarvi, Fagerstedt, 1995; Craword, Brändle, 1996). Так, у *Potamogeton pectinatus*, гідроліз крохмалю у коренях сприяв росту стебла при повній відсутності кисню протягом 14 діб (Summers et al., 2000).

Були ретельно описані зміни ультраструктури клітин кореня *Sagittaria lancifolia* L. (стрілолиста ланцетолистого) (Schussle, Longstreth, 2000) при утворенні аеренхіми в апікальній зоні та в корі. Автори описали поступовий лізис цитоплазматичного вмісту у клітинах кінчиків кореня та в клітинах кори кореня. Вони спостерігали утворення електроннопрозорих зон, руйнацію тонопласту, розрідження цитоплазми та появу у вакуолях гранулярних включень. Клітини кори руйнувались, на їхньому місці утворювались повітряні порожнини, тоді як клітинні оболонки цих клітин лишались інтактними.

Подібні деструктивні зміни спостерігали й у коренях суходільних рослин при утворенні аеренхіми. У коренях проростків вівса й кукурудзи автори спостерігали утворення концентричних структур мембранами при формуванні аеренхіми. Крім того, дослідники спостерігали зміни структури ядер, які включали компактизацію хроматину, фрагментацію та руйнацію ядерної оболонки, утворення електроннопрозорих зон у цитоплазмі, розбухання органел, руйнацію тонопласту та втрату вмісту цитоплазми. Проте, автори не виявили у клітинах таких ознак апоптозу як пікноз ядра та гідроліз плазмалеми (Clarke, 1990).

1.9. ФУНКЦІОНАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА ЛИСТКІВ

1.9.1. Роль асиміляції CO_2

Різні умови, в яких перебувають надводні та занурені у воду листки спричиняють у фотосинтезуючих клітинах функціональні зміни, а саме: достовірну зміну асиміляції CO_2, фотодихання та синтезу запасних вуглеводів. Фотосинтетичний метаболізм і активність РБФК/О (рибулозо–1,5–дифосфаткарбоксилаза/оксигеназа, Рубіско) і ФЕП-карбоксилази (фосфоенолпіруваткарбоксилаза, ФЕПК) досліджені у багатьох видів вищих водних рослин, у тому числі у рослин, для яких характерна гетерофілія (*Sagittaria sagittifolia, Nuphar lutea, Ranunculus sceleratus, Polygonum amphibium* та ін.) (Некрасова и др., 2003). Автори довели, що листки занурені у воду, відрізнялися від надводних і плаваючих листків нижчою інтенсивністю потенційного фотосинтезу – в середньому на 2,2 мг CO_2/(дм^2·год), невеликим вмістом білка фракції I і незначною активністю РБФК/О й ФЕП-карбоксилази, в середньому 10 і 1 мг/(дм^2·год), відповідно. Активність цих ферментів була у 2–4 рази нижча у підводних листків порівняно з надводними і плаваючими листками (Некрасова и др., 2003). Як вважають автори, такі зміни відбувалися в результаті адаптації підводних листків до коливань температури і зниженої освітленості у воді.

Надводні листки гетерофільних водних рослин можна віднести до листків світлового типу (sun leaves), що зростають на прямому сонячному світлі (Terashima et al., 2001). Відомо, що такі листки характеризуються значною товщиною пластинки і подовженим шляхом дифузії CO_2. Вуглекислий газ проникає з оточуючого середовища у строму хлоропласта через клітинну оболонку, цитоплазматичну мембрану, цитозоль та оболонку хлоропласта.

До транспорту CO_2 залучені аквапорини мембран та клітинна оболонка. Остання не лімітує транспорт CO_2 по апопласту (Nobel, 1999). Дослідники показали, що аквапорин 1 із *Nicotiana tabacum* L. (*NtAQP1*) бере участь у транспортуванні CO_2 (Uehlein et al., 2003). Відомо, що швидкість фотосинтезу залежить від рівня концентрації CO_2 у хлоропластах, а спорідненість CO_2 із ферментом Рубіско, що фіксує CO_2, є дуже низькою (von Caemmerer, Quick, 2000; Косаківська, 2003).

Якщо товщина листків світлового типу збільшується, то й запаси ферменту Рубіско будуть зростати. За моделлю І. Терашіма, у разі збільшення товщини листкової пластинки, запаси Рубіско зростають на одиницю площі мезофілу, що потрібно для підтримання фотосинтезу на

оптимальному рівні, оскільки швидкість фотосинтезу на одиницю площі листка спочатку збільшується, а потім поступово знижується (Terashima et al., 2001). Значна товщина пластинки дає змогу підтримувати оптимальний рівень Рубіско. У разі збільшення товщини листка зростає і площа хлоропластів (для вмісту CO_2) (Terashima et al., 2006).

Коли суходільні рослини затоплюються, відбуваються суттєві зміни у фотосинтезі. В затоплених рослинах підвищується швидкість асиміляції, знижується вміст CO_2, тому швидкість підводного фотодихання має бути нижчою в акліматизованих рослин, порівняно з неакліматизованими до затоплення рослинами. Регуляторні механізми, які індукуються переходом із суходолу до підводних умов, у акліматизованих до затоплення листках контролюються певними способами, описаними для водних рослин із гетерофілією (Mommer, Visser, 2005). Це проявляється в морфологічній та функціональній пластичності фотосинтезуючих клітин листків, тому що продукти фотосинтезу (кисень і вуглеводи) полегшують стрес при затоплені листків, а саме, відбувається подовження стебел і збільшення об'єму аеренхіми, що допомагає уникати дефіциту кисню в занурених у воду органах (Mommer, Visser, 2005).

Виміри швидкості фотосинтезу та зв'язаних із ним параметрів показали подібність фотосинтетичної швидкості в надводних і підводних листків (Maberly, Spence, 1989; Nielsen, Sand-Jensen 1993); а от їхня морфологія була різною, тому що кожний морфологічний тип листка є добре адаптованим до фотоморфогенезу. За даними інших авторів для підводних листків гідрофітів характерна висока швидкість фотодихання (Maberly, Spence 1989; Jahnke et al., 1991), що може спричиняти втрати асиміляційного вуглецю. Водночас, на деякі водні рослини, такі як *Elodea nuttallii* (Planch.) та *E. densa*, не впливає висока швидкість фотодихання, оскільки в їх листках ефективність фотосинтезу лише злегка знижується (Van et al., 1976; Salvucci, Bowes 1981,a, b), що, очевидно, пов'язано з метаболізмом C_4-типу (Hough 1974; Bowes et al., 2002). Дані (Lloyd et al., 1977) показали, що коли концентрація кисню у воді подвоєна, фотосинтез знижується на 50%, і в такий спосіб збільшується фотодихання.

Порівняльне дослідження повітряних (надземних) і підводнх листків *Eleocharis vivipara* (Ueno, 1998) показали, що повітряні листки мали C_4–тип фотосинтезу, а підводні листки – C_3–тип. У разі аплікації АБК підводні новосформовані листки змінювали C_3–тип фотосинтезу на C_4–тип. Застосування імуноцитохімічного методу [мітки, міченої золотом для великої субодиниці ферменту Рубіско, ферментів ФЕПК і піруватфосфат–залежної піруваткарбоксилази (PPDK)] довело, що хлоропласти трьох типів клітин у АБК–індукованих нових листків містили високий рівень великої субодиниці Рубіско (Ueno, 1998). Автор показав, що повітряні

листки порівняно з підводними листками накопичували більше мітки у ФЕПК-азі в клітинах обгортки порівняно з клітинами мезофілу, та в НАД–малік ферменті в мітохондріях Кранц–клітин. Наявність щільної мітки виявлено у ферментів ФЕПК і PPDK у листках, що сформувались під дією АБК, мітка була вищою, ніж у підводних листків. Щільність мітки в хлоропластах також була вища в паренхімних клітинах обгортки, ніж у хлоропластах мезофілу. До того ж, мітка була відмічена й у цитозолі Кранц–клітин. В АБК–індукованих листків клітини мезофілу та паренхімні клітини обгортки мали мітку PPDK аналогічно до повітряних листків. Проте PPDK була ще й у цитозолі Кранц–клітин. За даними біохімічного аналізу листків, сформованих під дією АБК, активність ферментів у листкових пластинках була вищою, ніж у підводних листках: у 3,4–3,8 раза – для НАД–малік ферменту, ФЕПК і для PPDK ферменту, і в 1,6 раза – для Рубіско (Ueno, 1998).

Встановлено, що в надводних листках *Eleocharis retroflexa* активність Рубіско, ФЕПК і P_i–кінази була вищою порівняно з підводними листками. Тоді як активності таких ферментів, як аспартатамінотрансферази та аланін амінотрансферази, були достовірно вищими в підводних листках. Паралельне застосування авторадіографічного методу з міченим вуглецем ($NaH^{14}CO_3$) дало змогу виявити, що в підводних листках мітка насамперед включалася в малат (52 %) і аспартат (37 %); і лише 7 % – у фосфорні ефіри. Тобто, включення відбувалося в основному у C_4–компоненти (Ueno et al., 1988; 1998). Отже, дослідники довели, що повітряні листки суходільних форм *E. retroflexa* належать до C_4–типу рослин, а підводні листки цього виду можна назвати C_4–подібними. Тобто, підводні листки *E. retroflexa* характеризуються C_4–подібним типом фотосинтезу, як і інші водні рослини цієї родини, і можуть асимілювати вуглець під водою за C_4–типом (Ueno et al., 1988; Uchino et al., 1995).

1.9.2. Роль фотосинтезуючих пігментів

Під впливом водного середовища змінюється вміст пігментів у листках. Водне оточення справляє найбільший вплив на занурені у воду органи вищих водних рослин. Їхній асиміляційний апарат відзначається низькою фотосинтетичною активністю, гігроморфною структурою пластинки (Ронжина, Пьянков. 2001). Враховуючи, що кількісні та якісні показники пігментного комплексу є величинами непостійними, і варіюють залежно від інтенсивності та якості освітлення, структурних особливостей листка та хлоропластів, а також від кількості хлоропластів на одиницю поверхні, багато дослідників розглядають ці показники як один із

можливих шляхів адаптації рослин, а саме: зниження відношення хлорофілів (*a/b*), що є характерним для тіньностійких рослин порівняно зі світлолюбивими (Любименко, 1963; Зауралова, 1980, а; 1980, б; Lee et al., 1990). Крім того, відомо, що невелика кількість хлорофілів у гідрофітів зменшує небезпеку руйнації клітин від фотоокислення.

Г.Ф. Некрасова зі співавторами (1998) вивчали вплив водного середовища на вміст хлорофілів і каротиноїдів численних видів гідрофітів і повітряно–водних рослин. Вміст суми хлорофілів (*a+b*) (мг/дм^2 площі) у надводних листках *Alisma plantago-aquatica* (частухи подорожникової) становив у середньому 2 мг/дм^2 площі листка; у плаваючих листках *Potamogeton natans* – 2,5 мг/дм^2 площі листка; у листках *P. lucens,* занурених у воду, вміст хлорофілів був у 2,5 раза меншим. Вміст каротиноїдів у надводних (у *A. plantago-aquatica*) і плаваючих (*P. natans*) листках становив 0,9 і 1,3 мг/дм^2 площі листка; тоді як у занурених у воду листках *P. lucens* їх вміст дорівнював 0,6 мг/дм^2 площі листка, тобто був в 2,5 раза меншим. Відношення хлорофілів (*a/b*) у відповідних листках становило 3,5 (у *A. plantago-aquatica*), 1,2 (*P. natans*) і 1,2 (у *P. lucens*) (Некрасова и др., 1998).

Встановлено, що вміст пігментів на одиницю сухої маси та площі листка залежав від типу будови мезофілу, що було обумовлено зміною параметрів мезоструктури листка, які характеризували щільність фотосинтезуючих елементів. У ряду типів листків: надводні → плаваючі → занурені у воду – відбувалось зменшення кількості пігментів і каротиноїдів, а також зниження інтенсивності фотосинтезу внаслідок зменшення кількості хлоропластів на одиницю площі листка. Доведено, що пристосування занурених у воду листків до водного середовища в умовах низької освітленості та повільної дифузії CO_2 спричиняло зміни функціональних властивостей хлоропластів. Встановлено, що збільшення вмісту пігментів у хлоропластах листків, занурених у воду (до 7 х10^{-9} мг хлорофілу, 2 х 10^{-9} мг каротиноїдів) порівняно з надводними та плаваючими листками супроводжувалося збільшенням інтенсивності поглинання CO_2 у поодиноких хлоропластів і фотосинтетичної активності хлорофілу, яка складала 1,6 мг CO_2/мг хлорофілу·год та 3,9 мг CO_2/мг хлорофілу·год у надводних і плаваючих листках, відповідно (Ронжина и др., 2004). Можливо, що зміна кількості пігментів дала змогу підводним органам гідрофітів регулювати ефективність поглинання світла для оптимізації асиміляційної діяльності в конкретних умовах освітлення на різній глибині зростання та за різної каламутності води.

Подібне зниження вмісту пігментів у підводних листках порівняно з таким у надводних листках тих самих рослин виявлено в інших гетерофільних видів. Так, у повітряних листках *Ranunculus flabellaris* наявна більша кількість хлорофілу й хлоропластів у клітинах, ніж у підводних

листках (Yang et al., 1987; Yang et al., 1990; 1995); у підводних листках *Hippuris vulgaris* і *Marsilea quadrifolia* синтез хлорофілів і каротиноїдів також інгібується (Lin, Yang, 1999); у ізольованих фотоситензуючих клітинах плаваючих листків *Potamogeton nodosus* L. вміст білку та хлорофілу становив близько 25 %; в ізольованих фотоситензуючих клітинах підводних листків *P. nodosus* вміст білку та хлорофілу був у 8 разів нижчим, ніж у плаваючих листків (становив усього 3 %) (Ryen, 1985).

Дослідження вмісту хлорофілу на одиницю площі листкової пластинки в надводних та в підводних листках *Veronica anagallis-aquatica*, які зростали в різних габітусах (надводні – за повільної швидкості течії води, підводні – як за великої швидкості води, так і за малої швидкості) показало, що вміст хлорофілу був меншим у підводних листках; причому за великої швидкості течії його вміст був більший, ніж у підводних листках за малої швидкості течії (табл. 1.9.2.1) (Boeger, Poulson, 2003). Вищі показники вмісту хлорофілу в надводних листках виявлені й в інших водних рослин (Nielsen, Sand-Jensen, 1989; Nielsen, 1993). Крім того, у надводних листках спостерігаються більший вміст та активність Рубіско (Beer et al., 1991), а також підвищена фіксація CO_2 (Madsen, Breinholt, 1995; Sand-Jensen, Frost–Christensen, 1999).

ТАБЛИЦЯ. 1.9.2.1. **Вміст хлорофілу в листках *Veronica anagallis-aquatica*, що зростали в різних умовах (Boeger, Poulson, 2003)**

Показник	Плаваючі листки рослин, що зростали при швидкості течії води ≈ 2 см/с	Підводні листки рослин, що зростали при швидкості течії води ≈ 19 см/с	Підводні листки рослин, що зростали при швидкості течії води ≈ 2 см/с
Загальний вміст хлорофілу (нМ $\cdot$см$^{-2}$)	36,9 ± 1,5	20,6 ± 1,3	12,8 ± 0,8

Показники освітлення та швидкість фотосинтетичного насичення CO_2 в надводних і підводних листків відрізняються, проте швидка течія води може інгібувати фотосинтез (Madsen, Sondergaard, 1983; Madsen et al., 1993; Carr et al., 1997), діючи як механічний стрес, що призводив до натягування листків під час дії хвиль (MacFarlane, Raven, 1985). Інгібування фотосинтезу в разі великої швидкості течії може відбуватися через затінення листків і втрату органічних метаболітів (Fox, 1996).

Таким чином, спільними рисами пігментного комплексу гідрофітів, які відрізняють їх від наземних рослин помірних широт, є низький вміст хлорофілів у розрахунку на сиру масу та низьке співвідношення суми хлорофілів (*a*+*b*) до каротиноїдів. У надводних і плаваючих листків гідрофітів, які ростуть у середовищі з високою інсоляцією, адаптація асиміляційного апарату до умов зростання відбувалася шляхом зміни структури фототрофних тканин, кількості хлоропластів на одиницю площі та розміру клітин, що також супроводжувалося закономірними змінами в розподілі пігментів на одиницю маси та площі листка (Ронжина и др., 2004). Водночас адаптація занурених у воду листків за низької освітленості та повільної дифузії CO_2 призводила до формування недиференційованої листкової пластинки з низьким значенням питомої поверхневої площі листка та невеликою кількістю хлоропластів на одиницю площі. Наслідком структурних змін став високий вміст пігментів на одиницю маси та низький – на одиницю площі. Збільшення вмісту пігментів у хлоропласті підводних листків порівняно з надводними та плаваючими супроводжувалося зменшенням фотосинтетичної активності, тобто зміною функціональних властивостей хлоропластів (Ронжина и др., 2004).

Пізніше Момер зі співавторами (Mommer et al., 2005), вивчаючи функціональну акліматизацію до затоплення та затінення (сильне освітлення = 500 мкМ $м^{-2}с^{-1}$, низьке = 13, 17 або 40 мкМ $м^{-2}с^{-1}$) у двох видів суходільних рослин (*Rumex palustris* і *R. thyrsiflorus*) з'ясували, що при затопленні (за сильного освітлення) відмічається збільшення вмісту хлорофілу в три рази з 5,3 до 15,3 мг $\cdot г^{-1}$ сухої маси. Водночас відношення хлорофілів (*a/b*) майже не змінилось за високого освітлення в *R. palustris.* У *R. thyrsiflorus* – це співвідношення при високому освітленні та при затопленні знизилось із 4,0 до 2,75. При низькому освітленні в останнього виду воно становило 2,69 (у повітрі) і 2,85 – при затоплені (Mommer et al., 2005).

У надводних листках п'яти видів роду *Potamogeton* (*Potamogetonaceae*) виявлено більше хлорофілу на одиницю площі листка, але менше на одиницю об'єму порівняно з підводними листками. Не виявлено відмінностей у загальному вмісті хлорофілу на сиру масу (Frost–Christensen, Sand–Jensen, 1995). У підводних листках *Ranunculus flabellaris* також виявлено менше хлорофілу порівняно з надводними листками (Wells, Pigliucci, 2000). Тобто з'ясовується, що фотосинтез пов'язаний з дією та фізичними характеристиками оточуючого середовища, і це відповідає адаптивній пластичній гіпотезі.

1.9.3. Енергетичний та вуглеводний обмін

У зв'язку з тим, що за умов затоплення відбувається обмеження рослини на вміст газів та суттєве зниження освітленості, вищі водні рослини пристосувалися до подібних обмежень. Так, швидкість дифузії газів між підводними органами рослин і оточуючим середовищем у 10^4 разів нижча, ніж швидкість дифузії газів між суходільними рослинами й повітрям (Jackon, 1985). І як наслідок такого різкого обмеження – зниження газового обміну у водному середовищі, особливо в темноті (Rijnders et al., 2000). Це призводить до енергетичного та вуглеводного дефіциту, пригнічення кисново–залежних процесів (Mommer, Visser, 2005). Анаеробні процеси частково можуть компенсуватися низьким рівнем АТФ (Gibbs, Greenway, 2003), швидким зниженням запасів вуглеводів (Laan, Blom, 1990; Guglielminettie at al., 1997). Крім того, запаси кисню в підводних рослинах можуть поповнюватися за рахунок його дифузією з води безпосередньо в середину підводних органів, частіше через кореневу систему, для якої характерна наявність аеренхіми. Такий механізм був виявлений в *Rumex crispus* і *Eriophorum angustifolium* Honck. Тому дефіцит кисню, який відмічено в суходільних рослин при затопленні, як правило, супроводжується енергетичним дефіцитом і дефіцитом вуглеводів, які інтенсивно використовуються затопленими рослинами для дихання (Mommer, Visser, 2005).

Доведено, що в разі достатнього освітлення в затоплених рослин вміст вуглеводів збільшується на 30–160% порівняно з такими в одночасно затоплених і затінених рослин (Ram et al., 2002). Подібну реакцію виявлено в *Rumex crispus*, у якого концентрація крохмалю була значно більшою (приблизно 70 %) у затоплених та освітлених рослин порівняно із затопленими й затіненими рослинами (Laan, Blom, 1990).

У підводних листках багатьох гідрофітів спостерігається висока швидкість приросту вуглеводів порівняно з таким у повітряних листках (Mommer et al., 2005). Це описано в *Rumex palustris, Ranunculus sceleratus* (Kende et al., 1998; Sauter, 2000; Voesenek et al., 2004; 2006), *Nymphoides peltata* (S. G. Gmel.) Kuntze (Mommer et al., 2005), *Oryza sativa* L., *Potamogeton pectinatus* і *P. distinctus* (Sato et al., 2002; Ishizawa et al., 1999; Summers et al., 2000).

Відомо, що в процесі фотосинтезу покритонасінних рослин, крім первинних продуктів фотосинтезу, рослини синтезують також сахарозу, крохмаль, амінокислоти, окси– та кетокислоти (Курсанов, 1976). У рослин із C_3–типом фотосинтезу, крім вищезазначених фотосинтезуючих продуктів, виявляються також і олігосахариди (рафіноза, стахіоза, вербаскоза) (Некрасова и др., 2003). У мезофітів вміст і склад продуктів фотосинтезу змінюється залежно від віку листка (Мокроносов, Некрасова, 1977), інтенсивності освітлення (Воскресенская, 1965), температури (Пьянков, 1983), концентрації CO_2 (Некрасова, 1971).

1.9.4. Рослини із C_3- та C_4-типом фотосинтезу

Надводні листки вищих водних рослин належать до C_3–типу фотосинтезу. Відомо, що швидкість фотосинтезу залежить від концентрації CO_2 у хлоропластах та активності рибулозо 1,5-біфосфат карбоксилази/оксигенази, яка фіксує CO_2 (von Caemmerer, Quick, 2000). Відомо, що карбоксилазна активність ферменту Рубіско інгібується киснем, тоді як індукована оксигеназна активність ферменту призводить до енергопоглинаючого фотодихання. Щоб здійснити ефективну фіксацію CO_2, слід економно використовувати енергію. Тому листкам потрібно збільшити провідність CO_2 з оточуючого середовища до хлоропластів. Оскільки товщина листка в C_3–типу рослин є однією з важливих складових для провідності та дифузії CO_2, то ключовим фактором для світлових (надводних і плаваючих) листків є достатня товщина пластинки й «довгий» шлях транспорту вуглекислого газу, включаючи як по апопласту, так і по цитоплазмі (Nobel, 1999; Uehlein et al., 2003).

У гідрофіта *Egeria densa* фотосинтез здійснюється по C_4–типу, хоча листки й не мають обгортки провідних пучків (Casati et a., 2000). У листках цього виду встановлено індукцію синтезу ізоферментів, характерних як для C_3–типу, так і для C_4–типу суходільних видів. А саме: індукція ізоферментів НАДН–малік ферменту з мол масою 72-кД (як у C_3–типу рослин) та характеристики кінетичних і регуляторних властивостей іншого ферменту, ФЕПК, показали, що деякі модифікації цього ферменту викликають збільшення V_{max} та I_{50} для малату, що є типовим для суходільних рослин із C_4-типом фотосинтезу (Casati et al., 2000).

Види родів *Ranunculus, Ceratophyllum* і *Myriophyllum* належать до рослин із C_3–типом фотосинтезу (Salvucci, Bowes 1982; Reiskind et al.,1997), у них низький рівень фотодихання, активність карбоангідрази виявлена як у стромі хлоропластів, так і в апопласті (Majeau, Coleman, 1991). Хоча види родів *Hydrilla, Elodea, Egeria* належать до C_4–типу фотосинтезу, їх тонкі листки характеризуються втратою Кранц–анатомії та активності ключових ферментів карбоксилювання–декарбоксилювання (Reiskind et al., 1997). У таких листках фотосинтезуюча активність корелює з активністю цитозольної карбоангідрази, причому лише на світлі.

Досліджуючи листки *Eleocharis vivipara,* японський дослідник О. Уен виявив, що C_4–подібна структура листкової пластинки розвивається при суходільних умовах росту, тоді як підводний ріст прісноводного очерету сприяв лише розвитку C_3–типу фотосинтетичного апарату без Кранц–анатомії (Ueno, 1998). Коли ж рослини переносили в умови надводного існування, то розвивався C_4–тип фотосинтезу. Якщо рослини були під водою, але вода, в якій вони зростали, містила 5 мМ АБК, то в листках,

що виходили на поверхню та в новоіндукованих підводних листках також розвивалася Кранц–анатомія й C_4–тип фотосинтезу. Отримані результати свідчать про роль фітогормона АБК у процесах диференціації та активації ферментів фотосинтезу за типом C_4 (Brown, 1975; Nelson, Langdale, 1992).

C_4–тип фотосинтезу потребує координації біохімічних функцій між двома типами фотосинтезуючих клітин та експресії ферментів, залучених до цього типу фотосинтезу (Hatch, 1987; Furbunk, Taylor 1995). Встановлено, що фосфоенолпіруваткарбоксилаза і піруват ортофосфатдикиназа локалізовані у клітинах мезофілу, тимчасом як НАД–малік фермент та рибулозо–1,5–дифосфаткарбоксилаза містяться у Кранц–клітинах. На противагу цьому, у рослин C_3–типу є тільки один тип фотосинтезуючих клітин – мезофільні, клітини обгортки розвинені слабо й мають небагато органел (Brown, Hattersley, 1989).

Нещодавно була відкрита можливість переходу із C_4– у C_3–тип у видів родів *Flavenia* і *Moricandia* (Edwards, Ku, 1987, McGonigle, Nelson, 1995; Rawsthorne, 1992), також у *Hydrilla verticillata* (Bowes, Salvucci, 1989). Але щодо останнього виду (*H. verticillata*), то наголосимо, що такий перехід не супроводжувався структурними змінами у фотосинтезуючих тканинах. А от інші дослідники, які вивчали листки прісноводного очерету *Eleocharis vivipara* (Ueno et al., 1988; Ueno 1996, a; 1996, b), виявили в них суттєві структурні зміни. Суходільна форма прісноводного очерету мала біохімічні характеристики C_4–типу рослин і характеризувалася Кранц–анатомію, а підводні форми цієї рослини мали біохімічні властивості C_3–типу рослин і не мали Кранц–анатомії. Тобто, прісноводний очерет – досить приваблива рослина для подібних досліджень, оскільки в її листках відмічено як генетичний зв'язок, так і зв'язок на рівні диференціації (Agarie et al., 1997).

Висновки

Ми дотримуємося теоретичних положень стосовно того, що гетерофілія у водних і суходільних рослин є виявом гетеробластного розвитку примордія листка, спадковості та дії екзогенних факторів. У світлі концепції морфогенезу Е. Синноти (Sinnot, 1940; Синнот, 1963) форма листкової пластинки обумовлена формою примордія та регуляцією кількості клітин, які здійснюють поділ і розтягування в ювенільній фазі розвитку листка. Оскільки сьогодні на *Arabidopsis thaliana*, *Ranunculus palustris* і *Oryza sativa* доведено, що поділ і ріст клітин розтягуванням обумовлені актива-

цією певних генів, які призводять до регуляції проліферативної активності та розтягу клітин у примордіях, а також до зміни рівня метаболізму в листках (Fukao et al., 2006; Xu et al., 2006; Bailey-Serres, Voessenek, 2008), допускається, що гетерофілія – це вияв спадковості, що проявляється в регуляції структурно–метаболічних змін протягом ранніх фаз онтогенезу на всіх рівнях організації організму.

Дослідження еволюційного процесу походження гетерофілії з приміненням молекулярних методів, зокрема аналізу позитивного відбору послідовностей хлоропластного гена *rbcL* (Рубіско) у екологічно різних водних рослин Японії, а саме у видів роду *Potamogeton*, які є досить різноманітними за морфологією й ростовими показниками, припускають, що гомофілія у видів цього роду є спадковою, а гетерофілія, яка також передається спадково, існує, як паралельна еволюція (Iida et al., 2004; 2006).

На основі численних даних літератури та результатів власних досліджень структурно–функціональної організації підводних і надводних листків *Sium latifolium*, *Nuphar lutea* й *Sagittaria sagittifolia*, які є гетерофільними рослинами, встановлено, що функціонування та адаптація вищих водних рослин до підводного існування призводить до появи певних морфолого–анатомічних ознак гетерофілії та клітинних механізмів її формування. Гетерофілія, незалежно від того, виникає вона у вищих рослин при зростанні їх на суші, у воді, при затопленні, чи при виході рослин із водного середовища (під час обміління водойм) супроводжується анатомо–структурними відмінностями листків і стебел, а також змінами їхніх функціональних ознак. Підводні листки гетерофільних рослин відрізняються від надводних певними ознаками, а саме:

- змінами форми, площі та структури листкової пластинки: найчастіше форма листків стає до певної міри розсіченою, видовженою або подібною до віяла, що допомагає їм протистояти опору й тиску води. Площа та периметр листкових пластинок збільшуються, сприяючи в такий спосіб зростанню площі надходження газів у листкову пластинку, тоді як товщина пластинки зменшується в кілька разів, що сприяє оптимальному збільшенню провідності CO_2, що надходить з оточуючого водного середовища. Для більшості підводних листків характерний ізолатеральний або центричний тип анатомії з недиференційованим мезофілом і достатньо розвиненою аеренхімою; як правило, клітини епідермісу містять розвинені гранальні хлоропласти;
- відсутністю продихів в епідермісі, або ж зниженням їх кількості; зниженням розмірів чи повною відсутністю воскового нальоту й кутикулярних гребенів на обох поверхнях пластинки, що сприяє

прискореному транспорту газів крізь клітинні оболонки епідермісу (епідерміс ↔ водне оточення);

- формуванням аеренхіми не лише в листках, але й у коренях, що сприяє акумуляції та транспортуванню кисню та інших газів з листків до коренів, а також у зворотному напрямку від коренів до стебла, черешків та листкових пластинок;
- змінами ультраструктури фотосинтезуючих клітин: утворенням хлоропластів з великою кількістю тилакоїдів у грані, подібних до хлоропластів тіньовитривалих рослин; зниженням вмісту крохмалю в пластидах, збільшенням популяції пероксисом, що сприяє активізації фотодихання;
- змінами фотосинтезу – зниженням активності Рубіско, ФЕП-карбоксилази й P_i–кінази; зменшенням вмісту хлорофілів на одиницю площі листка та співвідношення хлорофілів (*a*+*b*) до каротиноїдів. Зміна кількості пігментів дає змогу підводним органам регулювати ефективність поглинання ослабленого підводного світла для оптимізації асиміляції;
- зниженням запасів вуглеводів і обмеженням аеробного дихання.

Загалом, на основі теоретичних розробок та експериментальних даних можна зробити висновок, що гетерофілія у вищих водних і суходільних рослин є виявом спеціалізованих клітинних механізмів, які обумовлюють перебіг ранньої фази формування примордія. Відмінності в анатомічній будові, ультраструктурі та функціонуванні фотосинтезуючих клітин підводних листків порівняно з надводними листками гетерофільних водних рослин свідчить про пряму залежність існування рослин від умов оточуючого середовища.

РОЗДІЛ ДРУГИЙ

МЕХАНІЗМИ ПРОЯВУ ГЕТЕРОФІЛІЇ У РОСЛИН

2.1. ЕКЗОГЕННІ ФАКТОРИ, ЯКІ ВПЛИВАЮТЬ НА ФУНКЦІОНУВАННЯ ФОТОСИНТЕЗУЮЧИХ КЛІТИН ГЕТЕРОФІЛЬНИХ РОСЛИН

2.1.1. Освітленість

Встановлено, що зміна інтенсивності освітленості може спричиняти гетерофілію в рослин (Ryerson, Dengler, 1994). Ці автори вивчали структурні показники листків *Impatiens parviflora* D.C. і *Pothos aureus* Linden ex Andre. Іншими авторами встановлено, що синє світло також індукує гетерофілію в *Marsilea quadrifoliia* (Lin, Yang, 1999). Фітохром може бути причетним до індукції гетерофілії в кількох видів (Goliber, Feldman, 1990). Оскільки далеке червоне світло може проникати на достатню глибину водойм, то фітохром має суттєве значення для підводних рослин.

Кількість і якість світла під водою відрізняються від такого над водною поверхнею. Це відбувається внаслідок того, що частина світла відбивається від поверхні води, а інша – поглинається водою та суспендованими у воді частинками (Sand-Jensen, Mebus, 1996). Так, у річці Рейн, де у воді наявно багато різних решток, прозорість води для світла становить менше 1% (Vervuren et al., 2003). Сезонність року також впливає на освітленість у воді. Незважаючи на це, гідрофіти здатні виживати й за дуже низького освітлення. Так, в експерименті з *Rumex crispus,* рослини могли жити від 4 місяців (при освітленні 0,4 мкМ квантів $м^{-2}·с^{-1}$) до двох років (при освітленні 17 мкМ квантів $м^{-2}·с^{1}$, та режимі 16 год. освітлення/8 год. темнота на добу) (Mommer, Viser, 2005).

Д. Бодкін зі співавторами (Bodkin et al., 1980), вивчаючи вплив світла та температури на прояв гетерофілії в рослин *Hippuris vulgaris*, що зростали в природі у двох озерах Британії на глибині 1,5 м та в лабораторних умовах, показали, що формування надводних листків у лабораторних умовах на підводному стеблі відбувалось при високому значенні фотосинтетичної щільності потоку квантів сонячного світла (PPFD – photosynthetic photon density), яке становило 1000 мкМ квантів $м^{-2}$ $с^{-1}$. Це спостерігалося також і тоді, коли співвідношення червоного світла (660 нм) до далекого червоного світла (730 нм) було низьким, оскільки для глибоких вод більш харак-

терне далеке червоне світло, а для повітряних мас (над водою) – червоне. Літом, у природних умовах, на озерах при подібному низькому співвідношенні червоного до далекого червоного світла й низькій температурі (менше +10° С), відбувається інгібування росту листків повітряної форми, формуються листки лише підводної форми. Причиною цього феномену може бути також зниження інтенсивності фотосинтезу (Bodkin et al., 1980). Серед водних рослин, що відповідають на зміни оточуючого середовища є *Ranunculus aquatilis*, у якого різні листкові типи утворюються з меристеми, що знаходиться під водою (Cook, 1969), при низькому співвідношенні близького червоного до далекого червоного світла (Bodkin et al., 1980) та високій щільності синього світла (Lin, Yang 1999).

Встановлено, що щільність фотосинтетичного потоку квантів сонячного світла впливає на ефективність фотоситеми II (ФСП) у плаваючих і підводних листків *Chamaegigas intrepidus* (Woitke et al., 2004). Дослідники показали, що транспорт електронів у ФСП в умовах контрольованого освітлення був у 3–4 рази вищим у плаваючих листків порівняно з таким у підводних листків. Ці два типи листків виявили специфічну адаптацію до оточуючих умов середовища, зокрема, до щільності потоку квантів сонячного світла: плаваючі листки адаптувалися до високого рівня PPFD, а підводні – до зниженого рівня PPFD.

2.1.2. Субстрати вуглецевого живлення

Вміст вуглекислого газу у воді впливає на формування листків у гетерофільних рослин. Дж. Тітус і П. Саліван при дослідженні впливу природних змін на формування різних типів листків у *Nuphar variegate* показали, що низька концентрація CO_2 спричиняє переважно розвиток плаваючих листків порівняно з підводними (Titus, Sullivan, 2001). Це відповідає результатам інших спостережень, за якими велика кількість підводних листків утворюються при високому вмісті CO_2 в озері (Bristow, 1969). Збагачення ґрунту й води на вміст CO_2 також спричиняє розвиток плаваючих листків, ці два фактори призводять до прискорення росту та розвитку рослини. Виміри концентрації внутрішнього кисню в черешках підводних рослин *Rumex palustris* (Rijnders et al., 2000; Mommer et al., 2004) показали збільшення концентрації кисню на світлі за наявності обмеженого вмісту розчиненого CO_2 у воді при затопленні. Незважаючи на те, що у воді вуглекислий газ у 28 разів краще розчиняється, ніж кисень, він характеризується низькою швидкістю дифузії. Саме тому підводні листки збільшують свою поверхню для оптимального поглинання CO_2, середній вміст якого у воді коливається від 3 до 100 мкМ (Mommer,

Viser, 2005), і мають дуже тонку кутикулу в епідермальних клітинах для оптимального газообміну з водним середовищем (Rascio et al., 1999), що було показано у видів *Ranunculus aquatilis* (Bruni et al., 1996) і *Elodea nuttalii* (Jones et al., 2000).

Відомо, що деякі вищі водні рослини пристосувались засвоювати тільки CO_2, інші - CO_2 і HCO_3^-–форми неорганічного вуглецю, що розчинені у воді (Allen, Spence, 1981; Bowes, Sulvicci, 1989; Prins, Elzenga 1989; Madsen, 1993; Newnam, Raven 1993; Raven 1994; Rascio et al., 1998; 1999). Тому фотосинтетичний апарат гідрофітів залежить від співвідношення CO_2 до HCO_3^- (Smith, Walker, 1981; Madsen, Maberty, 1991). CO_2 має високу розчинність у воді, але низький коефіцієнт дифузії, який для води становить 1.7 x 10^{-6} $м^2$ /с при 20°C (Smith, Walker, 1981; Madsen, Maberty, 1991). У листках гідрофітів активно працює система поглинання з води HCO_3^-–форми неорганічного вуглецю, яка за участю ферменту карбоангідролази (β-carbonic acid anhydrase – КФ. 4.2.1.1) каталізує перетворення HCO_3^- у CO_2 за наступною реакцією:

$$\mathbf{HCO_3^- + H^+ \leftrightarrow H_2CO_3 \rightarrow CO_2 + H_2O.}$$

Встановлено, що за такої реакції іони гідроксилів вивільняються в оточуюче середовище навколо листка. Це призводить до швидких змін pH водного оточення й балансу між CO_2 та HCO_3^-.

Використання HCO_3^- є вуглець–концентраційний механізмом, який часто поєднується з метаболізмом C_4–типу, характерним для *Hydrilla verticillata* (Holaday, Bowes 1980; Magnin et al., 1997; Reiskind et al., 1997), *Elodea canadensis* (Elzenga, Prins, 1989) та *E. densa* (Browse et al., 1979; Casati et al., 2000). Для цього типу метаболізму властива наявність відмінностей між карбоксилюючими ферментами в клітинах обгортки провідних пучків у суходільних рослин (Magnin et al., 1997). Тим часом, у водних рослин обгортки провідних пучків відсутні, відмінності наявні лише між локалізацією ферментів карбоксилювання у C_3– та C_4–типів (Reiskind et al., 1997; Casati et al., 2000).

Інший шлях, який є альтернативним карбоксилюючому шляху, – CAM фотосинтез (crassulacean acid metabolism). При цьому типі фотосинтезу відбувається поділ асиміляції CO_2 і циклу Кальвіна не в просторі як у C_4 рослин, а в часі. Вночі у вакуолях накопляється малат, а вдень – відбувається цикл Кальвіна. Цей механізм дозволяє максимально економити воду, проте він менш ефективний, ніж C_4– і C_3–типи. CAM фотосинтез описано в *Lobelia dortmanna* L. і *Littorella unifl*ora (Robe, Griffiths, 1992; 1998; Madsen, Maberty, 1991). Ці види можуть використовувати CO_2 з оточуючого ґрунту, в якому утворення CO_2 відбувається внаслідок дихання мікроорганізмів (Pedersen, Sand-Jensen, 1997; Pederson et al., 2006). Вуглекислий газ з ґрунту

дифундує в середину коріння, а потім газ піднімається по концентраційному градієнту в стеблову та листкову аеренхіми, які для оптимального фотосинтезу здатні фіксувати низький рівень вуглекислого газу.

Встановлено, що CO_2 може вільно проникати крізь плазмалему клітин, тоді як HCO_3^- не може. Тому в гідрофітів перетворення HCO_3^- у CO_2, відбувається в апопласті, або ж транспорт HCO_3^- здійснюється через плазмалему за допомогою транспортерів, які були виявлені в клітинах ціанобактерій та водоростей (Badger, Price, 1992; Raven, 1994; 1996; Beer 1998; Andria et al., 1999; Kaplan, Reinhold, 1999; Morroney, Somanchi, 1999). У ціанобактерій та водоростей активний транспорт HCO_3- відбувається паралельно із симпортом H^+, що також показано й у клітинах *Elodea nuttalii* (Eighmy et al., 1991; Fagerberg et al., 1991).

На листках вищих водних рослин виявлено поляризацію: на нижній поверхні листків відбувається перетворення HCO_3^-- у CO_2, тоді як на верхній поверхні листків проходить витік іонів H^+; ці процеси в основному відбуваються на світлі (Miedema, Prins, 1992). Активність карбоангідрази виявлена в *Ranunculus penicillatus* Dumort. (Newman, Raven 1993), *R. trichophyllus* Chaix (Rascio et al., 1999), *Ceratophyllum demersum* (Rascio et al., 1998), але в інших видів, *Potamogeton lucens* (Staal et al., 1989) і *Elodea canadensis* цей фермент не відіграє суттєвої ролі (Rascio, 2002).

У той же час, на полярних рослинах *Potamogeton lucens* та кількох видів роду *Elodea* показано, що полярне поглинання HCO_3^- і виділення гідроксилів супроводжуються катіонним транспортом з нижньої поверхні листка до верхньої. Цей транспорт супроводжується утворенням певного електричного потенціалу, що робить верхній бік листка від'ємно зарядженим по відношенню до нижнього боку (Miedema et al., 1980; Miedema, Prins, 1992). У харових водоростей зареєстровано 7 мВ між двома потоками, тоді як у *P. lucens* – 40 мВ. HCO_3^- рухається по клітинній оболонці, проте транспортуватися прямо крізь цитоплазматичну мембрану не можуть. Це відбувається лише за допомогою котранспорту з іонами водню та в разі роботи H^+–АТФази. Наявність протонної помпи веде до виштовхування H^+ і підкислення апопласту, що забезпечує перетворення HCO_3^- у CO_2, та витік гідроксилів із верхнього епідермісу (Miedema, Prins, 1992; Rascio, 2002). Дослідження асиміляції вуглецю при фотосинтезі з використанням мічених $^{14}CO_2$ та $H^{14}CO_3$ на підводних листках *P. lucens* показали, що насичення вуглекислим газом відбувається при використанні як CO_2, так і HCO_3^- через 12 хв після початку освітлення (Lucas et al., 1978). Автори припустили, що надходження HCO_3^- у листки може певним чином координуватись із транспортом іонів натрію.

2.2. ЕНДОГЕННІ МЕХАНІЗМИ ПРОЯВУ ГЕТЕРОФІЛІЇ У РОСЛИН

2.2.1. Фітогормональна регуляція

Відомо, що фітогормони діють на різних рівнях організації рослинного організму: вони можуть регулювати ріст клітин, активувати хроматин, взаємодіяти із білками-рецепторами та посилювати синтез всіх типів РНК, контролюючи синтез ядерних і цитоплазматичних білків (Медведєв, 2004). Експериментальними працями доведено суттєву роль фітогормонів у функціонуванні підводних і надводних листків рослин, для яких характерна гетерофілія. В експериментах з аплікацією екзогенної абсцизової кислоти (АБК) і гіберелової кислоти (ГК) виявлена їхня пряма дія на морфологію листка. Ці дослідження проведені на рослинах *Hippuris vulgaris* і *Potamogeton palustris* L., які зростали на глибині до 3 метрів (Bodkin et al., 1980). На такій глибині інтенсивність далекого червоного світла сильно зменшується, а співвідношення червоного до далекого червоного світла змінюється зі збільшенням глибини. Показано, що відповідь рослини на затоплення опосередкована саме дією фітогормонів (табл. 2.2.1.1).

ТАБЛИЦЯ 2.2.1.1. **Дія АБК на листки *Hippuris vulgaris* , які зросли під водою (Wells, Pigliucci, 2000)**

Ознака	Дія АБК	Посилання на роботу
Тип листка	Зміна підводного типу на повітряний	Gee, Anderson, 1998.
Жилкування листка	Зниження	Goliber, Feldman, 1990; Anderson,
Щільність продихів	Збільшення	1982; Goliber, Feldman, 1990; Gee, Anderson, 1998.
Клітини епідермісу	Менша видовженість	Goliber, Feldman, 1990; Yaung , Horton, 1985.
Кутикула	Потовщення	Kane, Albert, 1982,
Бутонізація	Прискорення	Wells, Pigliucci, 2000

В експериментальних умовах, при виході підводних листків із води на її поверхню, спостерігається явище гетерофілії, в якому абсцизова кислота відіграє ключову роль. Т.Е. Голібер і Л.Дж. Фелдман (Goliber, Feldman, 1989) показали, що в повітряних листках *Hippuris vulgaris* збільшується вміст АБК порівняно з підводними листками. Гетерофілія у вищих водних рослин може виникати й у лабораторних умовах під час обробки рослин фітогормонами. Це було доведено на листках *Ludwigia arcuata*, яку культивували в лабораторії (Asuka Kuwabara et al., 2000). Автори допускають, що зміни форми листків можуть відбуватися при дії певних сигналів, які йдуть від АБК.

Під час обробки бульб *Potamogeton nodus* 10^{-5} M розчином АБК замість підводних листків утворювалися плаваючі листки, які на верхній стороні мали продихи, і співвідношення ширини до довжини листка збільшувалося порівняно з підводними. Ці ефекти частково чи повністю спостерігались й при використанні АБК у комбінації з гібереловою кислотою, кінетином або бензиладеніном (Anderson, 1978; 1982).

У гетерофільних водних рослин за аналогією до суходільних рослин вплив гіберелінів також досить значний. Підводні листки в *Callitriche heterophyllae* (Deschamp, Cook 1984) і *C. platicarpa* Kutz. (Musgrave et al., 1972) під дією фітогормонів стають значно розсіченими, але в першого виду щільність продихів була знижена, а в другого виду – збільшена порівняно з контрольними рослинами. У виду *Proserpinaca palustris* (Kane, 1984; Kane, Albert, 1999) листки, які вийшли з води на поверхню мають розсічену форму, причому щільність продихів збільшена порівняно з листками, що були у воді.

АБК є посередником, що індукує формування листків певної форми в рослин, для яких характерна гетерофілія (Lin, 2002). Встановлено, що у видів *Hippuris vulgaris* і *Marsilea quadrifolia* збільшення рівня ендогенної АБК корелює з морфологічними змінами при виникненні гетерофілії (Goliber, Feldman, 1989; Lin, Yang, 1999).

Показано, що вміст АБК збільшується у відповідь на дію далекого червоного світла (Goliber, 1989). АБК залучена до фітохромної сигналізації при зміні інтенсивності світла. Це було виявлено при дослідженні *Hippuris vulgaris*. Тимчасом у іншого виду, *Marsilea quadrifolia,* синє світло викликало індукцію гетерофілії без синтезу *de novo* АБК (Lin, Yang, 1999). Крім того, ці автори встановили, що вміст АБК у повітряних листках *M. quadrifolia* був подібний до вмісту АБК у підводних листках. Як вважають автори, у рослині є незалежні сигнальні шляхи для регуляції гетерофілії, і деякі з них не опосередковані дією АБК (Lin, Yang, 1999). Встановлено, що в *H. vulgaris* зміни вмісту АБК корелюють з посиленням освітленості та пригніченням фітохрому в повітряного типу листків (Goliber, 1989). Отже, АБК є сигналом для фітоморфогенезу в *H. vulgaris.*

Дія АБК проявляється не завжди (Deschamp, Cook, 1984; Bruni et al., 1996; Lin, Yang 1999). Вважають, що цей фітогормон діє лише на листки, які розвиваються або тільки почали формуватися. Тим часом дія АБК на листки, які повністю розвинулися, неефективна (Yang et al., 1995; Gee, Anderson 1998; Hsu et al., 2001). Останні автори (Hsu et al., 2001) вважають, що мішенню для АБК на тканинному рівні є апекс стебла, з якого розвивається підводна чи повітряна форма листків. АБК впливає на генетичну програму, яка кодує певний тип (повітряний) морфології листкової пластинки при гетерофілії.

Гіберелова кислота (ГК) впливає зовсім інакше на морфологію листка порівняно з дією АБК (Deschamp, Cooke, 1984). Встановлена видова залежність прояву гетерофілії в рослин від дії гіберелової кислоти. Водна папороть *Marsilea drummondii* Braun., гідрофіти *Potamogeton nodosus* та *Callitriche heterophylla* відповідають на дію ГК утворенням листків, які подібні до підводних за формою, тоді як у водного гіацинту (*Eichornia crassipes*), навпаки, утворюються типові повітряні листки (Watson et al, 1982).У *Eichornia crassipes* ГК сприяє формуванню суходільного типу листів (Watson et al., 1982). С.Л. Вел і М. Піглусі припустили, що ГК у цьому випадку може викликати формування підводного типу листків, аналогічно дії короткого дня (Well, Pigliucci, 2000).

Нещодавно А. Кувабара зі співавторами (Kuwabara et al., 2003), досліджуючи дію етилену та АБК на прояв гетерофілії в листків *Ludwigia arcuata*, показали, що обробка їх етиленом спричинила утворення підводного типу листків на повітряному стеблі цього виду. Виміри концентрації етилену в підводних стеблах показали, що його концентрація була вища, ніж у надводних стеблах (Kuwabara et al., 2003). Крім того, доведено, що етилен також сприяє підводному розтягуванню як листків рису (*Oryza sativa*), так і болотного щавлю (*Rumex palustris*) (Jackson, 2007).

Показано, що сигналом для швидкого росту стебла під водою є фітогормон етилен (Malone, Ridge, 1983; Ridge, 1987; Voesenek et al., 2003; 2004). Встановлена пряма кореляція швидкості біосинтезу та його вмісту: активація біосинтезу цього фітогормону залежить від швидкості його дифузії з рослини. Ендогенна концентрація синтезованого етилену в підводних листках поступово збільшується, тому що його дифузія з листків у оточуючий шар води інгібується із-за щільності води. У синтезі етилену бере участь фермент ACS-синтетаза, а в його окисленні – фермент АСС–оксидаза (Vriezen et al., 1999; Van der Straeten et al., 2001; Rieu et al., 2005), активність яких, очевидно, суттєво змінюється в підводних листках.

2.2.2. Роль целюлози

Целюлоза – основний каркасний полісахарид клітинних оболонок, що надає їм жорсткості (цупкості) і міцності. Целюлоза складається з довгих нерозгалужених залишків глюкопіранози, що зв'язані між собою β–(1–4)-глюкозидними зв'язками. Ланцюги *D*–глюкопіранози утворюють паралельні структури, стабілізовані водневими зв'язками (Brown, 1996). Відомо, що під час росту й диференціації клітини поряд зі змінами інших компонентів оболонки, целюлоза змінює свою структуру та вміст. Це проявляється в збільшенні загального вмісту целюлози й частковій кристалізації її молекул (Тарчевский, Марченко, 1985). Встановлено, що вміст целюлози в оболонках залежить від виду, органу та тканини. Загальний вміст целюлози в первинній оболонці коливається від 20 до 30%, тоді як у вторинній – 40–90% сухої маси. Вміст целюлози в різних видах різниться: у листках трав – 32%/сухої маси, у стеблах вівса – 60,6%, пшениці – 75,7%, ячменю – 71,74%, люцерни – 26,7%, конюшини – 23,6%, еспарцету – 28,7%, а в стеблі арабідопсису – від 10 до 36%, у насінні рослин він коливається від 14,7 до 80,15% (Kataoka, Kondo, 1999; Taylor et al., 1999).

Відомо, що целюлоза клітинних оболонок може бути у двох формах: кристалічній і/або аморфній. Вміст аморфної целюлози в загальному вмісті цього полісахариду залежить в основному від фази онтогенезу, виду рослини й диференціації клітини. У клітинах, що ростуть, вміст аморфної целюлози досить низький і залежить від виду: у листках жовтої тополі – 10-15%, остання – це кристалічна целюлоза (Atalla., 2004); у листках *Phragmites australis* Trin. ex Steud. (очерета звичайного) – 95% аморфної целюлози, у сформованих клітинах волокон бавовнику – лише сліди аморфної целюлози, оболонки її клітин майже цілковито складаються з кристалічної целюлози (Baran et al., 2002).

Аморфна целюлоза має здатність абсорбувати воду спочатку в одному ланцюзі її молекули, потім – між двома ланцюгами аморфної целюлози в одній мікрофібрилі (Nilsson Martin, 2006).

Відомо, що тривала дія помірного водного дефіциту призводить до пригнічення росту рослин, у яких виявляються типові ксероморфні ознаки: зменшення розмірів листків та їх клітин (Кордюм и др., 2003). Причинами інгібування росту клітин можуть бути зміни тургору, осмотичного потенціалу клітини, та пригнічення синтезу полісахаридів клітинних оболонок, у тому числі й целюлози.

Дані щодо змін вмісту полісахаридів оболонок у листках гідрофітів при виході їх з води на її поверхню фрагментарні (Little, 2003). Більшість робіт присвячена вивченню лігніфікації клітинних оболонок і дослідженню їх структури. В основному, такі роботи проведені на культурних рос-

линах. Дослідники вивчали структурно–функціональні зміни клітинних оболонок, створюючи водний дефіцит при використанні ПЕГу, засолення (428 мМ NaCl) або при перенесенні рослин на гідропонне живлення (Iraki et al., 1989; Sakurai et al., 1987, а; 1987, б).

Враховуючи наведені вище дані літератури, ми припускаємо, що рисами, за якими підводні листки гетерофільних рослин відрізняються від надводних листків, є вміст целюлози та наявність її аморфної форми, що відіграє суттєву роль в апопластному транспорті води (Czihak et al., 1999).

Далі представлено наші результати цитохімічного вивчення целюлози, її розподілу в клітинних оболонках та біохімічного визначення цього полісахариду в листках *Sium latifolium*, який зростав як у воді, так і на суходолі (рис. 1.3.1; див. вставку II; рис. 2.2.2.1; див. вставку XIII) (Недуха, 2010, а).

Повітряно–водна форма Sium latifolium. Вологість ґрунту, на якому збирали досліджувані рослини, становила 75,2 ± 4,1%; щільність потоку квантів сонячного світла над підводними листками (у воді) – 80–90 мкМ квантів $\cdot$м$^{-2}$с$^{-1}$, на поверхні листків, черешок яких був у воді, а пластинка – над водою – 300–320 мкМ квантів $\cdot$м$^{-2}$с$^{-1}$, на поверхні надводних листків – 350–400 мкмоль квантів $\cdot$м$^{-2}$с$^{-1}$; середня температура повітря – +28^{o} (± 1^{o}) С, температура води навколо підводних листків – +17^{o} С.

Підводні листки. Лазерно-конфокальна мікроскопія листків *S. latifolium* з використанням специфічного люмінофора для целюлози – калькофлуора показала, що в клітинах епідерми та мезофілу целюлоза клітинних оболонок флуоресціювала яскраво зеленим кольором незалежно від типу листка (рис. 2.2.2.2, *а–д, ж, з*). Рівні інтенсивності флуоресценції целюлози представлені в табл. 2.2.2.1. Інтенсивність флуоресценції істотно відрізнялася в зовнішніх і антиклінальних оболонках верхньої й нижньої епідерм. У клітинних оболонках губчастої паренхіми листків флуоресценція була нижчою, ніж у таких палісадної паренхіми. Інтенсивність люмінесценції целюлози в клітинних оболонках верхньої та нижньої епідерми надводних листків була значно вищою порівняно з підводними листками (табл. 2.2.2.1).

За даними біохімічного аналізу трьох типів листків повітряно–водних особин веху широколистого загальний вміст целюлози був невисоким (табл. 2.2.2.2), вона виявлена в аморфній і кристалічній формах. Незалежно від типу листка, вміст аморфної целюлози був відносно високим – від 61 до 67 % від загального вмісту цього полісахариду; вміст кристалічної целюлози – майже удвічі нижчим. Відношення аморфної целюлози до кристалічної в підводних листках становило 2,06; у листках, пластинка яких вийшла з води, – 1,7; у надводних листках – 1,93 (табл. 2.2.2.2).

ТАБЛИЦЯ 2.2.2.1. **Інтенсивність люмінесценції комплексу калькофлуор+целюлоза в клітинних оболонках листків повітряно-водної форми *Sium latifolium*, зібраних в травні**

Тканина / тип клітинної оболонки	Інтенсивність люмінесценції у різних листках (умовні одиниці)		
	підводних	напівзанурених[a]	надводних
Верхня епідерма			
зовнішня оболонка	86,3 ± 5,1	84,1 ± 2,7	148,3 ± 10,6*
антиклінальна оболонка	62,1 ± 4,3	67,5 ± 1,8	107,1 ± 9,0*
Нижня епідерма			
зовнішня оболонка	82,0 ± 1,0	120,0 ± 11,9*	129,0 ± 10,7*
антиклінальна оболонка	48,0 ± 3,2	47,7 ± 5,0	84,0 ± 7,0*
Палісадна паренхіма	142,8 ± 10,0	108,8 ± 10,8*	90,8 ± 4,0*
Губчаста паренхіма	100,8 ± 13,1	60,1 ± 2,7*	58,4 ± 3,1*

Примітки: [a] – у напівзанурених листків черешок був у воді , а листкова пластинка – над водою;
* - P ≤ 0,05 (достовірно відрізняються від показників для клітинних оболонок підводних листків)

ТАБЛИЦЯ 2.2.2.2. **Вміст целюлози у листкових пластинках повітряно-водної форми *Sium latifolium*, зібраних в травні**

Целюлоза	Вміст целюлози у різних листках веху		
	підводних	напівзанурених [a]	надводних
Загальний вміст целюлози, мг г$^{-1}$ сухої маси, (%)	95,4 ± 1.8 (100%)	101,7 ± 5.1 (100%)	79,7 ± 3.1* (100%)
Вміст аморфної целюлози, мг г$^{-1}$ сухої маси, (%)	63,9 ± 8.8 (66,9%)	63,0 ± 6.7 (61,8%)	52,3 ± 6,5 (65,6%)
Вміст кристалічної целюлози, мг г$^{-1}$ сухої маси, (%)	31,0 ± 2.1 (33,1%)	37,0 ± 4,4 (38,2%)	27,1 ± 2,0 (34,4%)
Відношення вмісту аморфної целюлози до кристалічної	2,06	1,70	1,93

Примітки: [a] – у напівзанурених листків черешок був у воді, а листкова пластинка – над водою;
* – P ≤ 0,05 (достовірно відрізняються від показників для клітинних оболонок підводних листків)

Суходільна форма Sium latifolium також характеризувалась ознаками гетерофілії (рис. 1.3.6; див. вставку VI і підрозділ 1.3). Вологість грунту, на якому зростали рослини суходільної форми веху широколистого, була майже удвічі нижча, ніж під рослинами повітряно-водної форми, і становила – 39,5 ± 3,1%; щільність потоку квантів сонячного світла над верхньою поверхнею листків становила 450–500 мкМ квантів $\cdot м^{-2}с^{-1}$; середня температура повітря становила + 28° (± 1°) С. Листки суходільної форми веху широколистого у фазі вегетативного росту мають дві форми пластинок: перші три листка - цілісну загостренояйцеподібну пластинку, листки наступних ярусів - пірчасторозсічену (рис. 2.2.2.1, *б*).

ТАБЛИЦЯ 2.2.2.3. **Інтенсивність люмінесценції комплексу калькофлуор+целюлоза в клітинних оболонках листків суходільної форми *Sium latifolium*, зібраних в травні**

Тканина / тип клітинної оболонки	Інтенсивність люмінесценції листків (умовні одиниці)	
	з цілісною пластинкою	з пірчасторозсіченою пластинкою
Верхня епідерма		
зовнішня оболонка	135,7 ± 10,1	130,3 ± 5,0
антиклінальна оболонка	87,2 ± 4,3	80,1 ± 5,4
Нижня епідерма		
зовнішня оболонка	245,0 ± 9,0	133,0 ± 11,8*
антиклінальна оболонка	105,9 ± 8,2	50,0 ± 6,8*
Палісадна паренхіма	115,8 ± 10,0	66,8 ± 8,0*
Губчаста паренхіма	49,8 ± 4,1	56,8 ± 5,7

Примітка: * – P ≤ 0,05 (достовірно відрізняються від показників для клітинних оболонок листків з цілісною пластинкою)

ТАБЛИЦЯ 2.2.2.4. **Вміст целюлози у листках суходільної форми *Sium latifolium*, зібраних в травні**

Целюлоза	Вміст целюлози у листках веху широколистого	
	з цілісною пластинкою	з пірчасторозсіченою пластинкою
Загальний вміст целюлози, мг г-1 сухої маси, %	141,4 ± 3,8 (100 %)	128,4 ± 4,6* (100%)
Вміст аморфної целюлози, мг г-1 сухої маси, %	71,0 ± 8,8 (50,3 %)	61,0 ± 5,9 (47,6 %)
Вміст кристалічної целюлози мг г-1 сухої маси, %	69,0 ± 3.1 (49,7 %)	66,0 ± 3,5 (52,4 %)
Відношення вмісту аморфної целюлози до кристалічної	1,02	0,92

Примітка: * – P ≤ 0,05 (достовірно відрізняються від показників для клітинних оболонок листків із цілісною пластинкою)

Цілісні листкові пластинки мали загострено яйцеподібну форму, середній розмір за довгою віссю – 2,2 ± 0,5 см, за короткою – 2,0 ± 0,2 см; краї широко городчаті, кожна особина на час фіксації матеріалу (травень) мала три цілісні листочки й два – розсічені, що складалися з цілісних видовженоовальних часточок (листочків). Піпчасторозсічені листки сформовані з чотирьох–п'яти пар та однієї непарної частки, середній розмір яких за довгою віссю становив 10 ± 1,2 см, за короткою – 2,9 ± 0,5 см. Парні листкові частки розміщувалися супротивно.

Цитохімічне дослідження локалізації целюлози в двох типах листків *S. latifolium* суходільної форми показало, що у клітинних оболонках усіх тканин целюлоза флуоресціювала зеленим кольором (рис. 2.2.2.2, *е, є*). Рівні інтенсивності флуоресценції целюлози представлені в табл. 2.2.2.3. Інтенсивність флуоресценції не відрізнялася в оболонках клітин верхньої епідерми та губчастої паренхіми двох типів листків, тимчасом інтенсивність люмінесценції в клітинних оболонках нижньої епідерми та палісади перших листків з цілісною пластинкою була майже удвічі вища, ніж у відповідних оболонках клітин молодих пірчасторозсічених листків.

За результатами біохімічного аналізу загальний вміст целюлози в двох типах листків суходільної форми веху широколистого був в

1,3–1,5 раза вищим, ніж у підводних, та в 1,6–1,8 раза вищим за такий надводних листків повітряно–водної форми (табл. 2.2.2.4). Листки суходільних форм веху широколистого містили аморфну та кристалічну форми целюлози. Відношення аморфної до кристалічної форм дорівнювало 1,02 та 0,92 в листках з цілісною та пірчасторозсіченою пластинкою, відповідно; ці значення були майже удвічі нижчими, ніж такі у підводних і надводних листках повітряно–водних особин *S. latifolium*.

У наступних фазах онтогенезу (бутонізації та початку плодоношення) двох екоформ *S. latifolium* в листках відмічено значне збільшення кристалічної форми целюлози (Недуха, 2009) порівняно з листками у вегетативній фазі. Автором встановлено, що в листках повітряно-водних рослин відбувається збільшення вмісту кристалічної форми целюлози до 62% – у фазі бутонізації, до 76,2% – у фазі плодоношення, тимчасом як у листках суходільних рослин – до 68,6 і 86,1%, відповідно.

Отже, цитохімічні та біохімічні дослідження розподілу й складу целюлози в клітинах листків *S. latifolium* показали, що целюлоза є чутливим полісахаридом клітинної оболонки, її вміст і склад в період вегетативного росту змінювалися залежно від умов оточуючого середовища для даного екотипу.

Цитохімічний аналіз клітин епідерми й мезофілу різних листків повітряно–водної форми веху широколистого виявив певний перерозподіл целюлози залежно від водного оточення й типу тканин: достовірно нижчим є відносний вміст целюлози в клітинних оболонках епідерми підводних листків порівняно з таким надводних, та вищим у клітинах мезофілу підводних листків порівняно з відповідними клітинами надводних листків. Порівняння цитохімічних даних щодо відносного вмісту целюлози у різних клітинних оболонках надводних листків повітряно-водних та листків суходільних рослин веху (таблиці 2.2.2.1 та 2.2.2.3) свідчить про те, що в листках з цілісною пластинкою суходільних рослин він був вищим порівняно з пірчасторозсіченими листками.

Відомо, що листки й стебла підводних рослин характеризуються значною гнучкістю (Kerstetter, Poething, 1998; Mommer, Visser, 2005), рівень якої залежить від вмісту й складу полісахаридів клітинних оболонок (Delmer, 1999). Крім того, крізь клітинні оболонки підводних рослин здійснюється інтенсивний газообмін (Frost-Christensen et al., 2003; Minorsky, 2003; Mommer, Visser, 2005; Mommer et al., 2006, *b*). Раніше було встановлено, що зовнішні клітинні оболонки й шар кутикули в підводних листків п’яти видів повітряно–водних рослин в півтора рази тонші порівняно з оболонками епідермісу листків суходільних особин (Mommer et al., 2005). В суходільних рослинах зовнішні оболонки клітин

епідерми, що захищають рослину від інсоляції й дії біотичних факторів, в кілька разів товщі й містять удвічі більше целюлози, ніж оболонки клітин мезофілу (Carpita et al., 2001). Враховуючи ці дані й результати власних досліджень, можна відзначити, що у фазі вегетативного росту (в травні) в клітинах повітряно–водної форми *S. latifolium* синтез целюлози в епідермісі і мезофілі нерівномірний, залежно від підводного чи надводного статусу, тимчасом як у суходільних особин целюлоза в епідермі і мезофілі розподіляється подібно до того, як це відзначено в листках *Zea mays* L. (Brown, 1996; Carpita et al., 2001).

Порівняльний аналіз вмісту целюлози в підводних і надводних листках повітряно–водної й листках суходільної форм веху показав, що розвиток рослини на суходолі у стадії вегетативного росту сприяє інтенсивнішому накопиченню целюлози в цілісних і пірчасторозсічених листках. Відомо, що інтенсивність синтезу целюлози залежить від вмісту її попередників (глюкози), активності целюлозосинтетаз і активації генів із родини *CesA* (Richmond, Somerville, 2000). Можна припустити, що в листках суходільної форми веху широколистого збільшений вміст целюлози в період вегетативного росту зумовлюється посиленим синтезом глюкози й активацією певних генів.

Отже, перебування рослин у воді збільшує концентрацію аморфної целюлози у листках *S. latifolium* на 12–19% порівняно з особинами, що зростали на суходолі (Недуха, 2010, а). Відомо, що зони аморфної целюлози абсорбують воду, сприяючи апопластному водному транспорту, тоді як ділянки кристалічної целюлози не мають такої властивості (Czihak et al., 1999; Nilsson Martin, 2006). Крім того, в ході досліджень дикого виду петунії й мутанта *Petunia hybrida* (*PhEXP1*), встановлено, що мутантна рослина *P. hybrida* має алельний ген (*RSW1*), який відповідає за синтез аморфної целюлози (Zenoni et al., 2004). Враховуючи результати по вивченню целюлози у *S. latifolium* і вищевідмічені дані літератури, можна припустити:

- наявність аморфної целюлози в клітинних оболонках листків *S. latifolium* сприяє життєдіяльності рослин у водному середовищі, тоді як наявність кристалічної целюлози – адаптації рослин до умов суходільного існування;
- підвищений вміст аморфної форми целюлози в підводних листках веху широколистого, очевидно, зумовлений генетичними відмінностями.

Ці припущення потребують подальшої експериментальної перевірки.

2.2.3. Ca^{2+} як вторинний посередник регуляторних процесів

У вищих водних рослин, для яких характерна гетерофілія, перехід однієї форми листка до іншої відбувається переважно при виході стебла з води на водну поверхню й характеризується фенотипічною пластичністю анатомічних й ультраструктурних ознак листків, а також посиленням інтенсивності фіксації CO_2, збільшенням синтезу хлорофілів і АБК (Некрасова и др., 2003; Mommer, Visser, 2005). У підводних листках зниження активності карбоксилюючих ферментів і вмісту продуктів фотосинтезу супроводжується змінами структури кутикули оболонок епідерми, що сприяє транспорту CO_2 і HCO_3^- по апопласту (Rascio, 2002). Більшість вищезазначених процесів є кальційзалежними.

Контроль за ростом та розвитком рослин, а також відповіддю рослинних організмів на дію факторів оточуючого середовища здійснюють вторинні посередники, включаючи циклічний ГМФ, ліпіди, Ca^{2+} та ін. Проте лише іони кальцію миттєво відповідають майже на всі стимули. Ca^{2+} бере участь у регуляції численних процесів в усіх рослинних тканинах, в яких Ca^{2+}–залежні білки (кальцієві сенсори) активуються, чи інгібується в залежності від вмісту цитоплазматичного кальцію $[Ca^{2+}]_c$ (Sanders et al., 1999; Bush, 1995). Це відбувається завдяки здатності цих іонів координувати численні (від 2 до 8) зв'язки з доменами білків та змінювати їхню конформацію (див. огляд: Белявская, 1994). У фотосинтезуючих клітинах Ca^{2+} накоплюється в стромі та тилакоїдах хлоропластів: у стромі він активує НАД–кіназу, яка каталізує перетворення НАД у НАДФ; у тилакоїдах – активує ферменти циклу Кальвіна та бере участь у репарації реакційних центрів ФСII (Charles, Halliwell, 1980; Moore, Akerman, 1984; Matoo et al., 1989; Grove, Brudvig, 1998; Sai, Johnson, 2002). Встановлено, що тилакоїди хлоропластів можуть накопичувати до 30 нМ Ca^{2+} на 1 мг хлорофілу (Ettinger et al., 1999).

Потенційна роль Ca^{2+}–потоків в регулюючих процесах всередині хлоропласта та їхній зв'язок із регуляцією транспорту цитозольного Ca^{2+} є дуже важливою. Показано, що ізольовані хлоропласти при освітленні поглинають кальцій, який, очевидно, транспортується через оболонку хлоропласта. Світло–індуковане поглинання кальцію спостерігали й в експерименті *in vitro*. Це було показано на клітинах харової водорості *Nitellopsis sp.* Встановлено, що вміст цитозольного кальцію в клітинах ставав меншим при освітленні; цей феномен залежав від фотосинтетичного транспорту електронів (Sai, Johnson, 2002).

У клітинних оболонках іони кальцію, зв'язуючись із залишками галактуронової кислоти пектинів, приводять до конформаційних

змін пектинів, утворюючи димерні чи мультимерні форми пектину (Jarvis, 1982). Крім цього, іони кальцію в клітинних оболонках можуть зв'язуватись з полімерами ксиланів, індукуючи кристалізацію останніх та їхнє зв'язування з молекулами лігніну (Jarvis, 1982), що призводить до зміцнення оболонки. Встановлено, що робота продихів також регулюється кальцієм поряд з дією інших ендогенних та екзогенних факторів, таких як іони калію, вмістом CO_2 і АБК, вологістю ґрунту й повітря (Kearns, Assmann, 1999; Xi-Qing et al., 1998). Автори, досліджуючи роль кальцію в роботі продихів *Vicia faba* L., встановили, що мілімолярна концентрація іонів кальцію (від 0.1 до 1 мМ) інгібувала на 60% відкриття продихів на нижній поверхні листків, та на 45% – на верхній поверхні (Xi-Qing et al., 1998).

При дії різноманітних стимулів, таких як зміна освітленості, осмотичний та оксидативний стрес, підвищення температури, засолення та ін., відбувається збільшення вмісту цитоплазматичного кальцію (Bush, 1995; Knight, 2000; Knight et al., 1997). Зміни кальцієвого балансу, який забезпечує пристосування рослини до навколишнього середовища, очевидно, стосуються як клітин епідермісу, так і мезофілу. Враховуючи вищевідмічене, можна припустити, що фотосинтезуючі клітини рослин, що зростають під водою, будуть відрізнятися за вмістом іонізованого кальцію від таких, які зростають у повітрі (над водою).

У фотосинтезуючих клітинах іонізований кальцій, як один із вторинних посередників, бере участь у регуляції фотодихання й фотосинтезу, зокрема, у відновленні реакційних центрів ФСІІ, активації ферменту D–рибулозо–1,5–дифосфаткарбоксизи й регуляції синтезу хлорофілів (Hiedema, Prins, 1992; Sai, Johnson, 2002). У клітинних оболонках листків мезофітів іони кальцію, зв'язуючись з пектинами й структурними білками, знижують пластичність оболонок та інгібують водний транспорт по апопласту (Mommer, Visser, 2005; Virk, Cleland, 1988). Участь іонів кальцію у вище зазначених процесах у листках гідрофітів, що зростають за оптимальних умов або умов помірного водного дефіциту, майже не досліджена. Раніше були встановлені певні відмінності в структурі клітин мезофілу підводних і надводних листків *S. latifolium*, а також в ультраструктурі епідермісу листків *Alisma plantago–aquatica*, що зростали в різних умовах водопостачання (Кордюм и др., 2003; Недуха, 2005). Ми висунули припущення, що відмінності в ультраструктурі клітин мезофілу підводних і надводних листків *S. latifolium* опосередковані перерозподілом іонів кальцію в клітинах і змінами кальцій–залежного синтезу хлорофілу (Недуха, 2010, б). Подальше вивчення розподілу іонів кальцію в клітинах мезофілу й епідермісу різних листків *S. latifolium* у фазі вегетативного росту (у травні) залежно від умов його зростання показало наступне.

***Sium latifolium* повітряно–водна екоформа** у віргінальній стадії онтогенезу (у травні) характеризувалася розвитком підводних і надводних листків різних за формою. Ми дослідили розподіл іонів Ca^{2+} в органелах, оболонках і цитоплазмі клітин мезофілу й епідерми підводних і надводних листків (Недуха, 2010, *б*). Аналіз локалізації іонів кальцію в присутності специфічного флуоресцентного індикатора (Fluo-4) в клітинах мезофілу підводних і надводних листків показав рівномірну зеленого кольору люмінесценцію досліджуваних іонів у хлоропластах, ядрах, клітинних оболонках і цитоплазмі досліджуваних клітин (рис. 2.2.3.1, *а-г;* див. вставку XV). Використання програми «Pascal» для побудови відповідних гістограм (рис. 2.2.3.1, *є, є′, ї, ї′*) дозволило визначити відносний вміст іонів Ca^{2+} в органелах і клітинних оболонках листків, що були оброблені флуоресцентним індикатором.

Порівняння інтенсивності флуоресценції іонів кальцію в клітинах мезофілу двох типів листків *S. latifolium* показало, що в підводних листках інтенсивність флуоресценції іонів кальцію в хлоропластах, ядрі й клітинних оболонках мезофілу була в 1,7; 1,5 та 1,4 раза нижчою, у цитоплазмі - більшою в 1,4 раза порівняно з відповідними органелами й клітинними оболонками надводних листків (табл. 2.2.3.1). Вивчення люмінесценції комплексу fluo-4+кальцій у клітинних оболонках верхньої й нижньої епідерми підводних і надводних листків показало, що в зовнішніх оболонках основних епідермальних клітин кальцій флуоресціював у вигляді окремих зелених зерен.

Флуоресценція іонів кальцію в антиклінальних оболонках тих самих клітин і оболонках замикаючих клітин продихів була рівномірною (рис. 2.2.3.1, *ж, з*).

В замикаючих клітинах продихів досліджували клітинні оболонки, що утворювали продихову щілину. У підводних листках розподіл інтенсивності флуоресценції іонів кальцію в оболонках верхньої й нижньої епідерми відрізнялися. У верхній епідермі її інтенсивність була достовірно вищою: у 3,3 раза – у зовнішніх оболонках, у 1,7 раза – в антиклінальних оболонках і в 2,2 раза – в оболонках клітин продихів порівняно з відповідними оболонками клітин нижньої епідерми (табл.2.2.3.2). У надводних листках також відмічена подібна тенденція щодо розподілу іонів кальцію в клітинах верхньої епідерми: збільшення його вмісту в 1,3 раза в антиклінальних оболонках та в 1,12 раза – в оболонках замикаючих клітин продихів порівняно з клітинами нижньої епідерми (табл. 2.2.3.2).

ТАБЛИЦЯ 2.2.3.1. **Розподіл іонів Ca^{2+} у клітинах мезофілу листків *Sium latifolium*, зібраних у травні**

Структура клітини	Відносний вміст іонів кальцію, ум. од., $x \pm S_{\bar{x}}$			
	Листки повітряно-водних рослин		Листки суходільних рослин	
	підводні	надводні	з цілісною пластинкою	пірчасторозсічені
Хлоропласт	125 ± 9,0	211 ± 12**	95 ± 5,2	109 ± 7,1
Ядро	83 ± 2,7	124 ± 5,7**	87 ± 2,9	151 ± 9,1**
Клітинна оболонка	35 ± 2	50 ± 2,4*	33 ± 1,9	41 ± 1,5*
Цитоплазма	60 ± 3,7	48 ± 2,4*	53 ± 2,3	114 ± 1,2**

Позначення: * - *P ≤ 0,01 ; ** - P ≤ 0,001 (При порівнянні даних двох типів листків у кожної екоформи S.latifolium*)

ТАБЛИЦЯ 2.2.3.2. **Розподіл іонів Ca^{2+} в клітинах епідермісу листків *Sium latifolium*, зібраних у травні**

Епідерма / тип оболонки	Відносний вміст іонів кальцію, ум. од., $x \pm S_{\bar{x}}$			
	Листки повітряно-водних рослин		Листки суходільних рослин	
	підводні	надводні	з цілісною пластинкою	пірчасто-розсічені
Верхня епідерма:				
зовнішня болонка	87 ± 4,3	49 ± 2,1***	91 ± 3,2	57 ± 4,4***
антиклінальна оболонка	157 ± 10,2	133 ± 11	101 ± 9,3	105 ± 10,1
оболонки продихів	174 ± 12,9	120 ± 8,9**	110 ± 8,9	190 ± 13,2***
Нижня епідерма:				
зовнішня оболонка	26 ± 1,7	43 ± ,7***	90 ± 7,0	47 ± 2,9***
антиклінальна оболонка	90 ± 4,9	99 ± 4,4	89 ± 7,8	100 ± 9,9
оболонки продихів	79 ± 6,7	107 ± 9,7*	97 ± 8,0	140 ± 12,7**

Позначення: *- *P ≤ 0,05; ** - P ≤ 0,01 ; *** - P ≤ 0,001 (При порівнянні даних двох типів листків у кожної екоформи S. latifolium*)

ТАБЛИЦЯ 2.2.3.3. **Вміст фотосинтезуючих пігментів у листках *Sium latifolium*, зібраних у травні**

Пігмент, *мг/г сирої маси*	Вміст пігментів, $x \pm S_{\bar{x}}$			
	Листки повітряно-водних рослин		Листки суходільних рослин	
	підводні	надводні	з цілісною пластинкою	пірчасто-розсічені
Хлорофіл *a*	1,43 ± 0,08	2,16 ± 0,08**	1,76 ± 0.2	1,59 ± 0,10
Хлорофіл *b*	0,95 ± 0,02	1,18 ± 0,04**	1,14 ± 0,11	1, 21 ± 0,08
Сума хлорофілів *a+b*	2,38 ± 0,08	3,34 ± 0,09**	2,89 ± 0,12	2,79 ± 0,12
Відношення хлорофілів *a/b*	1,5	1,83	1.46	1,3
Каротиноїди	0,55 ±0,02	1,01 ±0,05*	0,78 ±0,05	0,88 ± 0,06

Позначення: *- *P ≤ 0,05; ** - P ≤ 0,001 (При порівнянні даних двох типів листків у кожної екоформи S. latifolium*)

Порівняння вмісту іонів кальцію в оболонках верхньої й нижньої епідерми підводних і надводних листків *S. latifolium* показало, що ріст листків над водою супроводжувався зниженням відносного вмісту іонів у зовнішніх оболонках основних клітин і оболонках клітин продихів верхньої епідерми, а також збільшенням вмісту іонів кальцію у відповідних оболонках клітин нижньої епідерми.

Паралельне визначення вмісту фотосинтезуючих пігментів у підводних і надводних листків, у яких вивчали локалізацію та вміст іонів кальцію, засвідчило, що в підводних листках вміст хлорофілу *a* та *b* і каротиноїдів був достовірно менший, ніж у надводних листках (табл. 2.2.3.3).

***S. latifolium* *суходільна екоформа*.** Листки рослин веху широколистого при зростанні на суходолі в травні (у фазі вегетативного росту) також мали різну форму пластинки: цілісну (перший–третій листок) і пірчасторозсічену (четвертий–п’ятий листок) (рис. 2.2.2.1, *б*; див. вставку XIII). Флуоресценція іонів кальцію в клітинах мезофілу листків *S. latifolium* з різною формою пластинки була ідентична такій у листкових пластинках повітряно–водної форми *S. latifolium* (рис. 2.2.3.1, *д, е;* див. вставку XV). Порівняння розподілу інтенсивності флуоресценції іонів кальцію в клітинах

мезофілу листків, різних за формою показало наступне: в ядрі, клітинних оболонках і цитоплазмі клітин листків з цілісною пластинкою інтенсивність флуоресценції Ca^{2+} була нижчою відповідно в 1,7; 1,3 та 2,1 раза, ніж в ідентичних структурах клітин мезофілу пірчасторозсічених листків (табл. 2.2.3.1). Водночас відносний вміст іонів кальцію в хлоропластах мезофілу в листках з різною формою пластинки достовірно не відрізнявся. Крім того, розподіл іонів кальцію в клітинних оболонках верхньої й нижньої епідерм перших трьох листків із цілісною пластинкою суходільної екоформи *S. latifolium* також не відрізнявся (табл. 2.2.3.2).

У пірчасторозсічених листків відносний вміст іонів кальцію в оболонках епідерми різнився: у зовнішніх оболонках основних епідермальних клітин верхньої епідерми був в 1,2 раза, в оболонках замикаючих клітин продихів – у 1,4 раза більшим, ніж в оболонках нижньої епідерми (табл. 2.2.3.2). Порівняння вмісту іонів кальцію в клітинних оболонках епідерми двох типів листків суходільної екоформи веху широколистого показало наявність суттєвої відмінності між зовнішніми оболонками та оболонками клітин продихів (табл. 2.2.3.2).

Визначення вмісту фотосинтезуючих пігментів у перших листках з цілісною пластинкою й наступних пірчасторозсічених листках суходільної екоформи виду засвідчило відсутність достовірної відмінності щодо вмісту хлорофілів *a*, *b*, їхньої суми (*a* + *b*) і каротиноїдів (табл. 2.2.3.3). Одержані дані щодо відсутності суттєвих змін у розподілі іонів кальцію в хлоропластах мезофілу й вмісті фотосинтезуючих пігментів у двох типів листків суходільної екоформи *S. latifolium*, очевидно, свідчать про те, що ці ознаки в листках суходільної форми у фазі вегетативного росту залишаються відносно стабільними.

Отже, цитохімічним методом і лазерно-конфокальною мікроскопією доведено, що листки двох екологічних форм *S. latifolium* у фазі вегетативного росту залежно від умов зростання рослини характеризуються певним розподілом іонів кальцію. Ми встановили, що відносний вміст Ca^{2+} в хлоропластах мезофілу надводних листків повітряно-водних рослин вищий, ніж у хлоропластах підводних листків. Як відомо, швидкість фотосинтезу, активність карбоксилюючих ферментів і вміст продуктів фотосинтезу в затоплених листках багатьох видів диких і культурних рослин значно нижчі порівняно з такими в надводних листків тих самих видів (Bowes, Salvucci, 1989; Ронжина, Пьянков, 2001; Некрасова и др., 2003; Ронжина и др., 2004). Крім того, встановлено, що активність Рубіско та синтез фотосинтезуючих пігментів залежать від вмісту іонів кальцію в хлоропласті (Sai, Johnson, 2002; Lechowski, Biatczyk, 1993). Враховуючи наведені вище дані літератури й наші експериментальні результати, можна припустити,

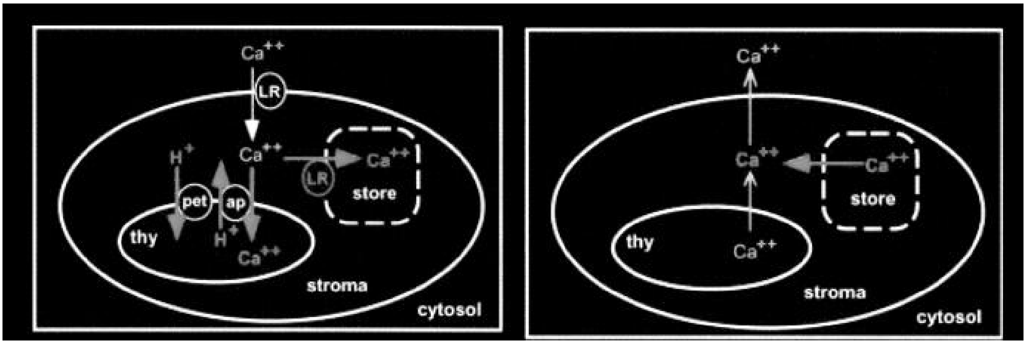
що в підводних листках *S. latifolium* зміни в синтезі хлорофілів опосередковані меншим вмістом іонів кальцію в хлоропластах.

Порівняльний аналіз вмісту хлорофілів і каротиноїдів підводних і надводних листків повітряно–водної форми *S. latifolium* показав, що їх вміст був достовірно нижчим у підводних листках. Аналогічні дані низького вмісту хлорофілів в підводних листках описані іншими авторами при порівнянні підводних і плаваючих листків *Ranunculus vulgaris L., Marsilea quadrifolia* та інших видів рослин, для яких характерна гетерофілія (Bowes, Salvucci, 1989; Некрасова и др., 2003; Ронжина и др., 2004; Mommer, Visser, 2005). Інгібування синтезу фотосинтезуючих пігментів під водою відбувається внаслідок низької освітленості, збільшення далекого червоного світла й повільної дифузії CO_2 у воді (Некрасова и др., 2003; Mommer, Visser, 2005).

Порівняння відносного вмісту іонів кальцію в хлоропластах надводних листків повітряно–водної екоформи *Sium latifolium* і вмісту цих іонів у хлоропластах мезофілу двох типів листків суходільної форми цього виду показало, що хлоропласти мезофілу надводних листків містили вдвічі більше іонів кальцію, ніж хлоропласти мезофілу листків веху широколистого суходільної форми. До того ж, надводні листки повітряно-водних рослин містили більше фотосинтезуючих пігментів, ніж листки суходільної форми. Раніше подібна кореляція вмісту пігментів та іонів кальцію виявлена в сім'ядолях огірків, коли концентрація іонів кальцію в поживному середовищі не перевищувала 10 мМ (Tanaka, Tsuji, 1980).

Відомо, що синтез хлорофілу є кальцій–залежним процесом (Sai, Johnson, 2002; Charles, Halliwell, 1980). У хлоропластах Ca^{2+} активує НАД–кіназу та ферменти циклу Кальвіна (Charles, Halliwell, 1980; Grove, Brudvig, 1998). Аналіз даних літератури по вивченню механізмів транспорту іонів кальцію із цитозолю в хлоропласт свідчить, що такий транспорт залежить від інтенсивності освітлення та інтенсивності зв'язування іонів Ca^{2+} з білками ФСІІ (Etting et al., 1999; Johnson et al.,1995; Roh et al., 1998).

У результаті експериментальних робіт, проведених із хлоропластами трансгенного тютюну, у яких відбулась експресія цитозольного екворину – Ca^{2+}–зв'язуючого білка, люмінесценція якого визначає концентрацію іонізованого кальцію, встановлено, що після перенесення проростків тютюну з темряви на світло починався швидкий транспорт іонів Ca^{2+} з цитоплазми в хлоропласти (рис. 2.2.3.2, *а*). Відмічено, що зі збільшенням тривалості перебування на світлі проростків вміст іонів Ca^{2+} у хлоропласті зростав. При перенесенні проростків у темряву вже через 5 хв. наступав зворотний транспорт – відкачка іонів кальцію з тилакоїдів у строму хлоропласта, а зі строми - у цитоплазму (рис. 2.2.3.2, *б*) (Sai, Johnson, 2002).



а *б*

Рисунок 2.2.3.2. Схема надходження (*а*) іонів Ca^{2+} з цитоплазми у хлоропласт (при освітленні) та відкачки іонів Ca^{2+} (*б*) з тилакоїдів та із строми хлоропластів у цитоплазму (в темряві). Позначення: thy – порожнина тилакоїду, LR – регуляція освітленості, pet – фотосинтетичний електронний транспорт, ap – антипорт Ca^{2+}/H^{+} (Sai, Johnson, 2002).

Іони Ca^{2+}, які знаходяться в тилакоїдах, відіграють суттєву роль у роботі ФСІІ, а саме, в утворенні молекулярного кисню в процесі фотоокислення води. На модельній системі – хлоропластах листків шпинату – показано (Shi Hua, et al., 1998), що регуляція цього процесу відбувається за рахунок насичення чи вичерпання іонів Ca^{2+} у ФСІІ: іони кальцію, зв'язуючись з білками D1 та D2 (з молекулярною масою 17 та 23 кДа), активують їх. Серцевина цих білків утворює гетеродимер, до складу якого входить тетраядерний кластер із чотирьох атомів марганцю (Mn_4) та двох кофакторів: Ca^{2+} та Cl^{-} .

Дж. Вретос і Г. Брудвіг запропонували схему (Vrettos, Brudvig, 2002), згідно якої перенос електронів по ланцюгу у ФСІІ (від S_o фази до S_4 фази) відбувається лише при наявності іонів Ca^{2+} (рис. 2.2.3.3). Дослідники допускають, що іони Ca^{2+} можуть зв'язуватись із залишками *Glu* та *Asp* основного ланцюга пептидів та з молекулами води тетраядерного Mn-кластера (Shi Hua et al., 1998; Taka-aki Ono et al., 2001; Vrettos, Brudvig, 2002). Методом рентгеноструктурного аналізу показано, що кристалічна структура молекул ФСІІ, які залучені до фотохімічного виділення кисню, змінюється при відсутності іонів Ca^{2+}, і процес окислення Mn-кластера від фази S_2 чи S_3 фази обривається, а фотоокислення припиняється (Taka-aki Ono et al., 2001). Крім того, показано, що зміни вторинної структури білків ФСІІ (з α-спіральної до пластинчастої) відбуваються при фотоінгібуванні, яке супроводжується зменшенням вмісту у тилакоїдах іонів Ca^{2+}, зв'язаних із світлозбираючим комплексом ФСІІ (Shi Hua et al., 1998).

Виявлено, відносний вміст Ca^{2+} у хлоропластах мезофілу листків суходільних рослин S *latifolium* змінюється в залежності від фази онтогене-

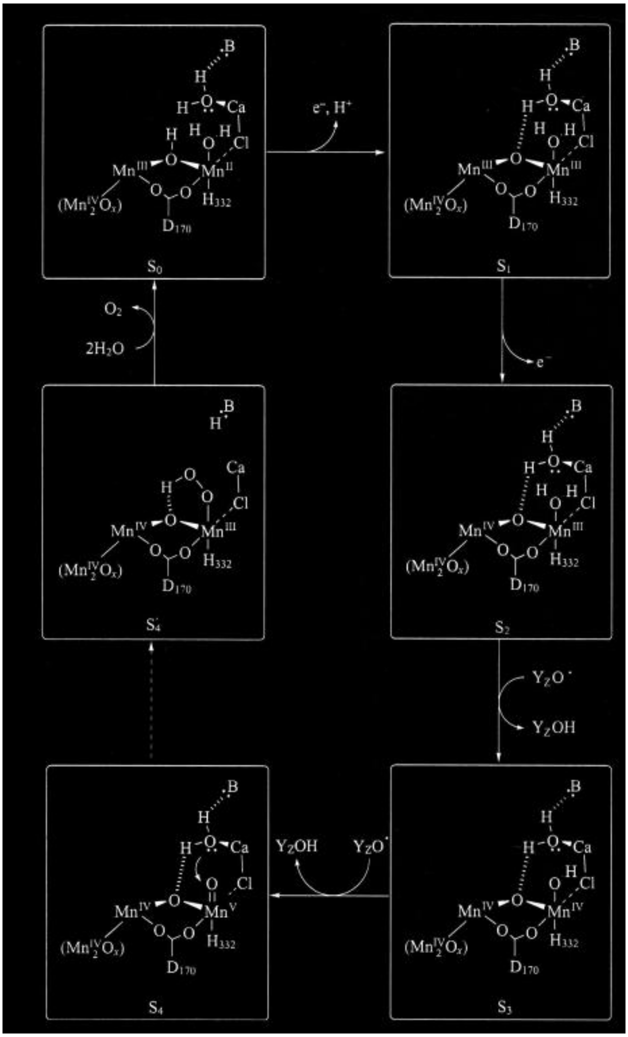


Рисунок 2.2.3.3. Схема зв′язування іонів Ca^{2+} у Mn-утримуючому кластері ФСІІ при фотоокисленні за Дж. Вретос та І. Брудвігом (Vrettos, Brudvig, 2002), згідно якої перенос електронів по ланцюгу у ФСІІ (від S_o фази до S_4 фази) відбувається лише при наявності іонів Ca^{2+}. При інгібіторному аналізі (хелатуванні іонів Ca^{2+}) виділення кисню при фотоокисленні води не відбувалося

зу й місця зростання виду (Nedukha, 2010, *в):* у фазі бутонізації його вміст збільшується в 1,5 раза, а у фазі плодоношення - зменшується в 1,4 раза порівняно з хлоропластами листків повітряно-водних особин веху.

На підставі одержаних нами результатів та даних літератури припускаємо, що у стадії бутонізації *S. latifolium* більш високий відносний вміст іонів Ca^{2+} у хлоропластах мезофілу листків суходільних рослин по-

рівняно з хлоропластами листків повітряно-водних рослин сприяє підвищеному синтезу хлорофілів та активації ФСII в клітинах листків за умов зростання рослини на суходолі. Очевидно, що активність транспортних систем мембран оболонки хлоропластів для іонів Ca^{2+} (антипорт Ca^{2+}/H^{+} та кальцієві канали) змінюється у клітинах мезофілу веху широколистого в залежності від стадії росту й умов зростання рослини. Враховуючи вищевідмічені дані літератури та отримані нами суттєві зміни відносного кальцію у хлоропластах мезофілу листків суходільних рослин веху широколистого у фазі плодоношення, дають можливість припустити наступне. Очевидно, в процесі онтогенезу (зокрема, у стадії плодоношення) веху широколистого, що зростав на суходолі, зміна кальцієвого балансу, за рахунок інгібування транспорту іонів Ca^{2+} з цитоплазми у хлоропласти, призводить до суттєвого зменшення вмісту іонів Ca^{2+} в хлоропластах та зниження вмісту пігментів.

Крім цього, виявлено збільшення відносного вмісту іонів кальцію в клітинних оболонках продихів пірчасторозсічених листків суходільної екоформи *S. latifolium* при порівнянні з надводними листками повітряно–водних особин цього виду. За даними дослідників (Кордюм и др., 2003) в регуляції величини тургору замикаючих клітин продихів і в процесі відкриття/закриття продихової щілини активну участь беруть іони кальцію, вміст яких регулюється як запасами апопластного кальцію, так і запасами кальцію, зв'язаного з ендомембранами. Враховуючи наші результати та наведені вище дані літератури, можна припустити інтенсифікацію роботи продихів верхньої та нижньої епідерми верхніх листків *S. latifolium* суходільної форми при порівнянні з надводними листками повітряно–водної екоформи виду.

Нами також виявлена відмінність розподілу іонів кальцію в клітинних оболонках верхньої й нижньої епідерми підводних листків *S. latifolium*: більший вміст Ca^{++} в оболонках клітин верхньої епідерми порівняно з нижньою епідермою. Раніше встановлено, що підводні листки *Potamogeton lucens* і *Elodea sp.* є полярними: на нижньому боці листка відбувається поглинання HCO_3^-, а на верхньому – вивільнення гідроксилів та іонів водню (Bowes, Salvucci, 1989). В нижньому епідермісі підводних листків вищезазначених рослин активується Ca^{2+}–залежна карбоангідраза, що бере участь в утворенні CO_2 з HCO_3^- (Bowes, Salvucci, 1989; Rascio, 2002). До того ж відомо, що іони Ca^{2+}, з'єднуючись з атомами кисню вільних карбоксильних груп пектинів і з гідроксильними групами білків, знижують еластичність, механічну міцність оболонки та її адсорбційну здатність (Preston, 1979; Virk, Cleland, 1988). Враховуючи наші експериментальні дані про збільшення вмісту іонів кальцію в оболонках верхньої епідерми підводних листків веху й вище відмічені дані літератури, мож-

на зробити припущення, що оболонки верхнього й нижнього епідермісу підводних листків *S. latifolium* також проявляють полярність функціонування, в якому задіяні незв'язані іони кальцію.

Відмічені відмінності щодо відносного вмісту іонів кальцію в клітинах епідерми надводних листків повітряно–водної форми *S. latifolium* та розсічених листків суходільної форми цього виду (Недуха, 2010, б). Відомо, що зовнішні клітинні оболонки верхньої й нижньої епідерми листків беруть участь в кутикулярній транспірації, швидкість якої залежить від структури оболонки, вмісту кальцію, зв'язаного із пектинами, і наявності кутикулярних пор (Schreiber, 2005; Virk, Cleland, 1988). Питання про зв'язок і вплив іонізованого кальцію на формування кутикулярних пор і відповідно на кутикулярну транспірацію через зовнішні клітинні оболонки епідермальних клітин поки лишається відкритим.

Таким чином, одержані дані щодо розподілу іонів кальцію в різних типів листків повітряно–водних і суходільних рослин *S. latifolium,* свідчать про те, що вміст іонів кальцію відіграє суттєву роль в пластичності рослин веху широколистого до змін навколишнього середовища. Подальші дослідження слід спрямувати на встановлення механізмів перерозподілу іонів кальцію в клітинах мезофілу й епідерми листків у відповідь на зміну водного режиму.

2.2.4. Роль експресії генів, які беруть участь в регуляції поділу й розтягу клітин

Молекулярні дослідження індукції гетерофілії були розпочаті у 2001 році на модельній рослині *Marsilea quadrifolia* (Hsu et al., 2001). Встановлено, що *M. quadriifolia* утворює різні типи листків у відповідь на зміни природних або лабораторних умов зростання. Коли умови були адекватними, то екзогенна аплікація АБК викликала індукцію формування листків повітряного типу. Клітини, які відповідали за синтез АБК, були локалізовані в апікальній меристемі стебел і зв'язані з примордієм апексу (Hsu et al., 2001). Ці дослідники ідентифікували два ряди АБК–регульованих генів у апікальній меристемі, включаючи 7 первинних і 17 – вторинних генів. Гени були позначені як *ABRH* (ABA–response heterophylly) гени, що відповідають за АБК–залежну гетерофілію. Зміни на рівні транскрипції *ABRH* генів розпочиналися через 30–60 хв. після додавання АБК до культурального середовища. Такі зміни були нетривалими, водночас інші – стійкими. Кілька регуляторних генів виявили певну гомологію з генами, залученими до клітинного росту та біогенезу пластид, а саме: кодуючі транскрипційні

фактори, протеїнкінази, мембранні транспортери, метаболічні ферменти, структурні білки та білки, які кодуються хлоропластним геномом.

Таким чином, було ідентифіковано 24 гени, сім із яких – гени первинної відповіді, інші гени, що залучені до транскрипційної регуляції, сигнальної трансдукції, мембранного транспорту та метаболізму, не були зв'язані з відповіддю на дію АБК (Hsu et al., 2001; Minorsky, 2003).

Механізми зміни форми листка та його анатомічної структури під час гетерофілії на молекулярному рівні поки не вивчені. Проте відомі праці по дослідженню генів, залучених до формування таких характеристик як форма листка, наявність чи відсутність черешка, значення листкового індексу (відношення довжини до ширини листкової пластинки), форма країв і розмір листків у численних мутантів *Arabidopsis thaliana* (Tsuge et al., 1996; Tsukaye , 2006). Встановлено, що форма листка знаходиться під генетичним контролем і регулюється геном KNOX (*KNOTTED*-like homeobox) (Hake et al., 2004) і розподілом ауксину в апікальній меристемі, а за формування дорзовентральності відповідає ген, який опосередкований синтезом miRNA (Bowman, 2004).

За подвійної мутації у фенотипі *A. thaliana* з крилатоподібним листковим черешком спостерігається експресія двох генів*: LEP* (LEAFY PETIOLE) і bop1-1 (blade-on petiole1-1). Перший ген кодує ДНК– зв'язуючий домен транскрипційного фактору, другий – кодує *NRP*–подібний білок (NONEXPRESSOR of PR GENES1) в листковому примордії (Bailey-Serres, Voesenek, 2008). Автори вважають, що саме ці гени контролюють ріст і розвиток листкового черешка.

Участь генів у полярному рості листкової пластинки доведена на карликових мутантах (Tsuge et al., 1996) та мутантах арабідопсису з вузькими листками нормальної довжини (Tsukay et al., 1994; Tsuge et al., 1996). Незважаючи на те, що поляризований ріст листків перебуває під контролем мікротрубочок, фітогормонів і полісахаридів клітинної оболонки, участь генів у цих процесах також доведена. Встановлено, що поздовжня та латеральна осі клітинного розтягування та проліферації у клітинному примордії регулюються такими генами: поляризований ріст клітин листка по довгій осі – геном *ROT3* (ROTUNDIFOLIA 3) (Tsuge et al., 1996), кількість клітин у том ж напрямі – *ROT4* (ROTUNDIFOLIA 4). Ген ROT3 залучений до біосинтезу стероїдів (Kim et al., 1998; 2005, a) у карликових мутантів, у яких виявлені дефекти в кількості клітин, а також у їхньому розтягуванні. Ген *ROT4* спричиняє зупинку росту клітин листка (Bailey-Serres, Voesenek, 2008). Тимчасом поляризований ріст листкової пластинки в ширину (по короткій осі), включаючи й поділ клітин, регулюється роботою *AN3*–гена (ANGUSTIFOLIA3), що впливає на поділ меристематичних клітин при морфогенезі. *AN3*–ген кодує транскрипційний гомолог ко-активатора SYT

(synovial sarcoma translocation) (Horiguchi et al., 2005), цей кофактор ідентичний *GRF–INTERACTION FACTOR 1* (AtGIF1) (GRF – growth hormone-releasing factor) (Kim, Kende, 2004), який бере участь в клітинному циклі меристеми листкового примордію.

Сигналом для швидкого росту стебла під водою є фітогормон етилен (Malone, Ridge, 1983; Ridge, 1987; Voesenek et al., 1999; 2004). Встановлена кореляція між синтезом етилену та ростом клітин і тканин. Швидкість синтезу етилену залежить від його окислення й виходу з клітин: у занурених у воду органах вихід етилену з клітин на ззовні відбувається дуже повільно, і тому він накопичується в клітинах. Ендогенна концентрація етилену підвищується паралельно із підвищенням концентрації ендогенного кисню. У синтезі етилену бере участь фермент АСС-синтетаза, а в його окисленні – фермент АСС-оксидаза (Rieu et al., 2005; Van der Straeten et al., 2001; Vriezen et al., 1999). Виявлено, що рівень кисню в клітині також регулює експресію генів етилен–рецептора, включаючи *RpERS1* (ERS1 – ethylene response sensor 1 *Ranunculus palustris*) (Vriezen et al., 1997), *OsERL1* – у глибоководного рису *Oryza sativa* (*ERL1* - ethylene response 2 like 1) та *ETR2* – у *A. thaliana* (Klok et al., 2002; Loreti et al., 2003; Branco-Price et al., 2005; Liu et al., 2005).

Відомо, що етилен сигналізує про швидкий розтяг вегетативних органів під водою кількома шляхами. При повному затопленні накопичений ендогенний етилен, знижуючи біосинтез АБК, інгібує експресію ферменту цисепоксикаротиноїддиоксигенази (NCED, cisepoxycarotinoiddioxygenase) (Kende et al., 1998; Benschop et al., 2005; Saika et al., 2007). Зниження концентрації ендогенної АБК стимулює експресію гіберелін–3–оксидази, що каталізує перетворення активної гіберелової кислоти (Benschop et al., 2006) на простий гіберелін (Kende et al., 1998). За зниження вмісту гібереліну відповідають гени, що індукуються у стеблі, яке розтягується під водою:

1) гени, що кодують білки, залучені до розрихлення клітинної оболонки;
2) гени, які сприяють проходженню клітинного циклу;
3) гени, що впливають на гідроліз крохмалю.

Розглянемо детальніше відмічені групи генів.

Гени, що кодують білки, залучені до розрихлення клітинної оболонки. Формування жорсткої клітинної оболонки спрямовано на ріст клітини під дією тургору. Значне прискорення кислотно-індукованого розтягу клітинної оболонки під водою спостерігали у вегетативних органах *Oryza sativa* (Cho, Kende, 1997, *a*), *Rumex palustris* (Vreeburg et al., 2005), *Regnellidium diphyllum* Lindm. і *Marsilea quadrifolia* (Kim et al., 2000). Встановлено, що ріст клітинної оболонки пов’язаний із експансинами (EXPs) та

ксилоглюканендотрансглікозилазами (гідролазами) (XTHs) (Darley et al., 2001). Виявлено, що розтяг клітинних оболонок під водою безпосередньо корелює зі збільшенням вмісту й активності експансинів A й B (EXPA, EXPB) (Cho, Kende 1997, *b*; Kim et al., 2000; Lee, Kende, 2001; Ookawara et al., 2005; Vreeburg et al., 2005). У регуляції білків експансинів бере участь не тільки гіберелін, а й етилен (Kim et al., 2000; Vreeburg et al., 2005). У черешках підводної рослини *Ranunculus palustris* етилен не тільки збільшував експресію експансинів, але також стимулював транспорт протонів до апопласту (Vriezen et al., 2000), що є суттєвим для функціонування цих білків.

Гени, які кодують білки, залучені до клітинного циклу. До цієї групи належать гіберелін–залежні гени, які беруть участь в регуляції клітинного циклу. Так, у молодих черешків плавуна щитолистого (*Nymphoides peltata*) та у молодих міжвузлях глибоководного рису (*Oryza sativa)*, етилен стимулював не тільки розтягування клітин, але й їхній поділ. Відомо, що проходження фаз клітинного циклу залежне від активності циклінів (*CYC2Os1*), гістону H3 та білка A1 (*OsRPA1*) (RPA1 – replecation protein A1) (Sauter, 1997; 2000; Van der Knaap et al., 1997).

Гени, що кодують білки, залучені до гідролізу крохмалю. До цієї групи належать гіберелін–залежні гени. У *Ranunculus palustris* при затопленні відмічено зниження вмісту розчинних цукрів і крохмалю (Groenveld et al., 2003). Відомо, що під час швидкого росту органів вуглеводи використовуються для отримання енергії та побудови складових нової клітинної оболонки (Sauter, 2000; Voesenek et al., 2006).

Відомо, що потреби у вуглеводах можуть бути поповнені фотосинтезом та гідролізом відкладеного у запас крохмалю при активації α-амілази (Sauter, 2000). Т. Фукао зі співавторами (Fukao et al., 2006) повідомили, що експресія гену α–амілази (*OsAmy3D*) у листках підводного рису регулюється доменом *ERF* етилен–чутливого фактору. Даний ген добре регулюється гібереловою кислотою. Ці результати свідчать, що рівень вуглеводів у підводних рослин знаходиться під гормональним контролем і активується при експресії певних генів.

Підсумком дії гормонів на ріст клітин і участі певних генів в поділі й розтягненні клітин стебел рослин, занурених у воду, є схема (рис. 2.2.4.1; див. вставку XVI), яку представили Дж. Байли–Серес зі Л.А. Возенеком (Bailey-Serres, Voessenek, 2008).

Група вчених встановила наявність ДНК поліморфізму у стеблових бруньках *Trapa natans* під час цитохімічного дослідження (з використанням ампліфікованої поліморфної ДНК) ядер у меристемі плаваючих та підводних бруньок, з яких утворюються плаваючі й підводні листки (Bitonti

et al., 1996). Дослідники виявили структуру хроматину ядра з помітними хромоцентрами у плаваючих і підводних бруньках. Автори вважають, що особливості ядер меристеми в плаваючих бруньках пов'язані з високим вмістом послідовності А–Т (аденін–тимін) та вищим рівнем метилювання ДНК ядерного геному порівняно з такими в меристемі підводних бруньок, що сприяє більш ефективному функціонуванні цих органів у різних умовах оточуючого середовища (Bitonti et al., 1996).

Виявлена генетична різноманітність у видів, які розтягуються під водою. Так, у *Rumex acetosa* L. і *R. palustris* виявлено інгібування та стимуляцію розтягування черешка при обробці етиленом. Проте, отримані дані під час дослідження підводних органів одного з видів (*R. acetosa*) показали втрату АБК–регуляції росту розтягуванням (Banga et al., 1996; Benschop et al., 2005), тоді як підвищення швидкості розтягуванням спостерігалося у цього виду під дією гіберелової кислоти (Rijnders et al., 1997) та експресії експансину (Vriezen et al., 1999; 2000). Також встановлено, що у виду *R. acetosa,* на противагу *R. palustris,* етилен не може переключати інгібіторну дію АБК на активізацію розтягування. Елементи, які знижують дію етилену та підвищують дію АБК/ГК, показують відмінності в етилен–індукованому розтягуванні між двома досліджуваними видами.

У рослин рису також досліджені генетичні варіації у кількох *ERF*-білках (етилен чутливий фактор) щодо їхньої здатності до розтягування під водою. Так, у стійких до затоплення сортах рису знайдено ген *SUB1A* (SUB - tolerant to submergence), що індукується під дією етилену. Тимчасом, у інших сортів рису є ген *SUB1C*, індукція якого перебуває під дією іншого фітогормона – гіберелової кислоти (Fukao et al., 2006; Xu et al., 2006). Вважають, що експресія гена *SUB1A* збігається з репресією накопичення транскриптів для експансинів, а також зі зниженням експресії гену *SUB1C* (Fukao et al., 2006). Це дало змогу експериментаторам припустити, що ген *SUB1A* діє як активатор регуляції, яка залежна від гіберелової кислоти, експансинів і *SUB1C*-білків (Bailey-Serres, Voesenek, 2008).

Нещодавно японські дослідники (Iida et al. 2009), вивчаючи гетерофільні та гомолофітні види роду *Potamogeton*, встановили, що види, у яких проявляється гетерофілія, характеризуються певною структурою гена *RbcL*, (RbcL - ribulose-bisphosphate carboxylase), в якому відбулася заміна дванадцяти амінокислот, порівняно з гомофітними видами роду *Potamogeton* (Iida et al., 2009). Ген *RbcL* кодує білок Рубіско – основний фермент фотосинтезу.

Висновки

Існування гетерофілії у вищих водних рослин обумовлене не лише ендогенними факторами, а й екзогенними, зокрема: наявністю водного оточення навколо занурених у воду листків, зниженням освітленості і зміненим вмістом CO_2, для якого характерний низький коефіцієнт дифузії у воді; зміною спектра світла у воді залежно від глибини занурення пагона; зміною температури; підвищеною вологістю ґрунту довкола коренів гідрофітів, зниженим вмістом кисню у мулистому або піщаному грунті, а також підвищеним вмістом солей.

На основі комплексних даних вивчення механізмів вияву гетерофілії у водних і суходільних рослин досліджена роль фітогормонів, експресії певних генів, синтезу аморфної та кристалічної целюлози у клітинних оболонках листків, що різняться формою. Оскільки, в підводних чи суходільних умовах листки гетерофільних рослин проходять усі фази розвитку – від їхнього закладення, зрілості до природного відмирання, то виявлені в них відмінності можуть бути віднесені до ендогенних адаптивних механізмів, зокрема:

- перерозподіл фітогормонів (АБК, етилену та ГК) у гетерофільних рослин – збільшення кількості АБК, зниження вмісту ГК та етилену в повітряних листках, тимчасом як у підводних листках спостерігається протилежне: збільшується вміст ГК і етилену та знижується – АБК. Це відбувається внаслідок регуляції синтезу фітогормонів та їх впливу на експресію генів.
- вплив гібереліну та етилену на експресію генів, залучених до регуляції клітинного циклу та розтягування клітин. У підводних листках порівняно з надводними листками спостерігається посилена активація мРНК, які кодують експансини А й В, ендотрансглікозилази (гідролази), цикліни (*CYC2Os1*) і циклінзалежну кіназу (*OsACO*), α-амілазу (*OsAmy3D*) та ін., що впливає на зміну швидкості поділу й росту клітин;
- зниження відносного вмісту іонів кальцію – одного із вторинних посередників у хлоропластах підводних листків порівняно з надводними листками, що досягається, найімовірніше, частковим інгібуванням/зміною швидкості кальцій–залежних процесів у хлоропластах, а саме, синтезу хлорофілів і репарації реакційних центрів ФС ІІ, а також впливом Ca^{2+} на активацію НАД–кінази та ферментів циклу Кальвіна;

- перерозподіл форм целюлози у клітинних оболонках листків гетерофільних рослин – збільшення вмісту аморфної форми целюлози та зниження її кристалічної форми у підводних листках порівняно з надводними листками повітряно-водних рослин і з листками суходільних рослин. Зростання вмісту аморфної форми целюлози та збільшення співвідношення аморфної/кристалічної форм дають змогу розглядати такий феномен як один зі шляхів активації апопластного водного транспорту в підводних листках у зв'язку з тим, що молекули аморфної форми целюлози мають здатність до абсорбції молекул води, тоді як кристалічна целюлоза не здатна поглинати воду.

Загалом, на основі одержаних даних можна зробити висновок що структурно–функціональні відмінності листків і стебел у гетерофільних водних рослин спричиняються дією клітинних механізмів, які обумовлюють ріст і функціонування цих органів залежно від різких змін оточуючого середовища: повітря ↔ водне середовище.

ЗАГАЛЬНІ ПІДСУМКИ

Написана монографія дає змогу віддати належне теоретичним та експериментальним працям дослідників багатьох країн світу, що вивчали гетерофілію у рослин. У результаті спільних зусиль ботаніків, фізіологів і молекулярних біологів заново відроджено новий розділ ботаніки, який висвітлює на різних рівнях організації взаємодію та реакцію–відповідь різних органів рослини на контрастну зміну оточуючого середовища, зокрема, повітря ↔ вода.

Водночас, ознайомлення з цією монографією переконує нас у тому, що лишається ще багато невирішених питань, тобто проблема гетерофілії у рослин на сьогодні потребує подальших досліджень, які не лише поглиблять уявлення та знання про гетерофілію, але навіть дадуть змогу й змінити її.

Дослідження еволюційного процесу походження гетерофілії з приміненням молекулярних методів, зокрема аналізу позитивного відбору послідовностей хлоропластного гена *rbcL* (Рубіско) у екологічно різних водних рослин Японії, а саме у видів роду *Potamogeton*, які є досить різноманітними за морфологією й ростовими показниками, припускають, що гомофілія у видів цього роду є спадковою, а гетерофілія, яка також передається спадково, можливо, існує, як паралельна еволюція (Iida et al., 2004; 2009).

У цій книзі ми намагалися показати, що вивчення явища гетерофілії в рослин, яке зводилося, головним чином до дослідження морфолого–анатомічної будови листків із різними формами, значно розширилися останніми роками. Це відбулося внаслідок проведення порівняльних досліджень ультраструктури клітин мезофілу та епідермісу надводних і підводних листків вищих водних рослин, які перебували або в умовах тривалого затоплення, або в обмілілих водоймах, а також під час досліджень гідрофітів, у яких листки та генеративні органи у природних умовах перебувають на поверхні води.

Останніми роками вдалося наблизитися до розуміння механізму таких змін на генетичному рівні. Було доказано, що у процесі поділу та розтягування клітин беруть участь гени, які залучені до кодування циклінів, експансинів, гідролаз, а також гени, які задіяні в регуляції вуглеводного обміну в листках гетерофільних суходільних і водних рослин у разі контрастної зміни оточуючого середовища: повітря ↔ водне оточення.

Результати дослідження молекулярних основ генетичної різноманітності рослин при затопленні чи зростанні їх у воді дадуть змогу забезпечити своєчасне виведення стійких сортів для таких умов. Вивчення їхньої різноманітності свідчить про значну пластичність метаболізму та розвитку рослин до умов затоплення. Природні варіації під час акліматизації забезпечуються виявом певних генетичних ознак підводної стійкості. Одним із прикладів використання даних молекулярної біології в сільському господарстві є використання маркерів, виведених для інтродукції генотипу у рису (*Sub1*), який є стійким до затоплення (Xu et al., 2006). Окрім цього, подальше вивчення молекулярних основ генетичної різноманітності при стійкості до затоплення є критичним у разі глобальних змін клімату в певних районах нашої планети.

Велику увагу привертає до себе проблема фотосинтезу в підводних листках як гідрофітів, так і культурних рослин при затопленні останніх, вивчення якого дасть змогу розкрити клітинні механізми, завдяки яким досягається оптимізація фотосинтезу в підводних листках в умовах недостатнього вмісту CO_2 та кисню. З'ясовано кореляцію вмісту фотосинтезуючих пігментів із відносним вмістом Ca^{2+} у хлоропластах гетерофільних рослин. Суттєвим виявилося також явище використання іонів HCO_3^-, розчинених у воді, для фотосинтезу підводних листків вищих водних рослин.

Встановлено також, що більшість підводних листків у гетерофільних рослин не мають продихів, зрідка вони можуть утворюватися, але їх кількість і розміри значно менші порівняно з надводними листками. У зв'язку з цим, за відсутності продихів у підводних листках по-новому постає питання, яким чином розчинені у воді гази (CO_2, HCO_3^-, O_2) транспортуються до фотосинтезуючих тканин, де важлива транспортна роль відводиться аеренхімі й кутикулярним порам у зовнішніх клітинних оболонках епідерми. Достовірні дані одержані й щодо наявності хлоропластів у клітинах епідермісу підводних листків гетерофільних рослин. Частково досліджено також процес формування та функціонування аеренхіми у підводних органах.

Нарешті, отримані достатньо переконливі дані про перерозподіл та участь фітогормонів (АБК, етилену, ГК) у регуляції росту підводних і повітряних листків у рослин, у яких виявляється гетерофілія. Доведено причетність фітогормонів до експресії генів, до зміни інтенсивності їх синтезу (АБК і ГК) в залежності від зміни інтенсивності та складу світла під час морфогенезу рослин.

Зрештою, з'явилися експериментальні дані, що проливають світло на деякі механізми функціонування листків у гетерофільних рослин.

Отримані досить докладні відомості про зміни форм целюлози у листків гетерофільних рослин, що свідчить про активну роль полісахаридів клітинних оболонок в адаптації рослин до водного існування. Показано, що аморфна форма целюлози, яка може адсорбувати на собі значну масу води, є головною складовою у загальному вмісті полісахаридів клітинних оболонок підводних листків порівняно з надводними та листками суходільних рослин, для яких більш характерною є наявність кристалічної форми целюлози, яка не здатна на своїх молекулах адсорбувати воду.

Попередні досягнення спонукають не лише до ретроспективного аналізу, але більшою мірою – до подальших наукових пошуків. Особливо бажано продовжувати дослідження транспортних шляхів газів, розчинених у воді, по апопласту та цитоплазмі епідермісу підводних листків, зокрема пошук кутикулярних порових каналів та вивчення механізмів їхнього функціонування, функціонування плазмодесм й аквапоринів в клітинах підводних листків з використанням імунноцитохімічних, ультраструктурних і молекулярних методів.

Використовуючи у своїх дослідженнях електронну та лазерно-конфокальну мікроскопію, можна було б дослідити роль елементів цитоскелета у процесі морфогенезу листків.

Заслуговують серйозного вивчення первинні фізичні та хімічні сигнали, які спричиняють зміни у процесах поділу та розтягування клітин при набутті певної форми листка чи у разі структурно-функціональних відмінностей листків суходільних гетерофільних рослин, а також підводних і надводних листків гетерофільних водних рослин. Окрім цього, заслуговують на подальше вивчення молекулярні основи як генетичної різноманітності листків гетерофільних рослин, так і генетичної різноманітності листків у рослин, стійких до затоплення та під час глобальних змін у певних районах нашої планети. Для цього потрібно буде провести ретельні лабораторні та польові дослідження.

Крім цього, суттєве значення має вивчення водних макрофітів, оскільки вони вже давно використовуються людиною, забезпечуючи її їжею, ліками та будівельними матеріалами. Ще стародавні єгиптяни, греки та китайці використовували квіти, листки, корені водної лілії (*Nymphaea* sp.) для приготування салатів, а висушені квіти та кореневища – для борошна. Тимчасом, китайці також широко використовували для виготовлення борошна й кореневища (бульби) *Eleocharis sp*. (Hebert, 2007), а плоди водяного горіха – для лікування.

Питання, які виникають у зв'язку з дослідженням гетерофілії у вищих водних і суходільних рослин, настільки різнобічні, що ця галузь ботаніки буде й надалі привертати до себе увагу багатьох дослідників.

CONCLUSION

Heterophylly, the production of two or more leaf forms within the same individual on one plant shoot, is a common characteristic of high aquatic and terrestrial plants. General conclusion of the latest achievements of our knowledge about heterophylly in plants is considered in the monograph. We agree with the theoretical concepts of concerning to heterophylly development in aquatic and terrestrial plants: heterophylly is result of heteroblast development of leaf primordium, effect of heredity, and action of environmetal factors. According to the E. Sinnot's concept of plant morphogenesis (Sinnot, 1941; 1963), the leaf shape depends on primordial shape, regulation of the number of cells that divide and expanse during juvenile phase of leaf development.

A functioning and adaptation of heterophyllous high aquatic plants to submergence leads to an appearance of specific morpho–anatomical signs of dimorphic leaves and to an activation of the cellular mechanisms of this phenomenon. It has been established on the basis of the numerous results of literature data and our experimental investigations during of study of structural and functional features of submerged and aerial leaves of *Sium latifolium*, *Nuphar lutea*, and *Sagittaria sagittifolia*, which are heterophyllous.

The development of heterophylly in high aquatic plants is the result of the influence of both the endogen factors on submerged leaves, and the changes in the environment conditions. It takes place when plant roots and stems are flooded, when the intensity light is slackened and the speed of CO_2 diffusion is decreased, when the light spectrum is changed in depend on depth of shoot submergence, when the temperature is changed, soil humidity around of roots is increased, and when oxygen content in soil near roots dramatically is decreased too.

Based on the results of our investigations and data of literature, the following suggestions could be made: the structural and functional differences of leaves and stems of heterophyllous aquatic plants are consequence of the activation of a cellular mechanisms, which predetermine of growth and development of dimorphic leaves depending on dramatic changes in an environment: air ↔ water. Submerged leaves of high aquatic plants are differed from floating and aerial leaves by the structural and functinal signs, which are adaptive signs of plant to the influence of flooding. These signs include:

- Changes of the shape, area and anatomical structure of leaf blade (lamina). Shape of submerged leaf become dissected, narrow, elongated or rounded/fanlike; such shape of leaves leads to intensification of plant resistance to fluctuating of water stream and water pressure. An area and

perimeter of submerged leaves increases, and this promotes to elevation of area for gas (O_2, CO_2, and ethylene) transport. Thickness of submerged leaf reduces on several times in comparison with aerial leaf thickness. These changes leads to the optimal increasing of CO_2 conductivity into cells. Isolateral or centric type of leaf anatomy with undifferentiated mesophyll, and the presence of chloroplasts in epidermal cells are typical for submerged leaves;

- Stomata are absent in epidermis or their number decreases, wax deposit is absent on adaxial and abaxial surfaces of submerged leaf. Cuticle layer in cell walls of leaf epidermis become very thin. Epidermal cells of submerged organs are capable of absorb of water, nutrients and dissolved gases directly from the surrounding water. It can promote to accelerated transport of gas from water into cells through cell walls of epidermis and to opposite direction (leaf epidermis ↔ water environment);
- Formation of enough developed aerenchyma is occurred in submerged leaves, stem and roots; tissues of submerged plant has access to the internal air-filled cavities as their own oxygen and CO_2 source;
- Changes of cell ultrastructure of submerged leaves is observed in comparison with aerial and floating leaves. Chloroplasts are characterized by a presence of a lot of thylakoids in grana and by a decrease in starch content; such chloroplasts are like to the chloroplasts in shaded plants; population of peroxysomes increases in cell, that results in activation of photorespiration;
- The change in photosynthesis occurs in submerged leaves, including the decrease of activities of enzymes, such as Rubisco, PEP – carboxylase and P-kinase; the reduction of chlorophylls concentration on unit of leaf area, and the ratio of chlorophylls sum to carotynoids occurs too. The changes in synthesis of photosynthetic pigments is consequence of changed intensity and spectrum of light in water environment.
- The exhaustion of carbohydrates store and the decrease of aerobic respiration are observed in submerged plant organs.

The role of phytohormones, expression of the genes, redistribution in synthesis of amorphous and crystalline cellulose in cell walls of dimorphic leaves has been analyzed on the basis of integrated data of concerning endogenous mechanisms of plant heterophylly revealing. It is known that leaves of heterophyllous plants during submergence or under usual terrestrial conditions are passed of all phases of development from primordium formation to natural senescence. This suggests that the discovered differences in dimorphic leaves can be related to endogenous mechanisms, including:

- Redistribution of phytohormones (ABA, ethylene and GA) in leaves of heterophyllous plants, in particular, increase in ABA content, decrease in GA and ethylene content are occurred in above-water leaves, while the opposite event could be noted in submerged leaves, namely, an increase in GA and ethylene content, decreasing of ABA content. The marked changes are consequence of the modulations in phytohormones balance;
- Influence of gibberellins and ethylene on genes expression that take part in the regulation of cellular cycle and in cell growth of emergent, floating, and submerged leaves. It is noted that the intensification of synthesed mRNAs, which code of expansins A and B, endotransglycosilases, cyclins (*CYC2Os1*), cyclin-dependent kinase (*CDC2Os*), α- amylase (*OsAmy3D*) leads to the changes in rate of cell division and cell growth in submerged leaves;
- It is possible that the decrease in relative content of Ca^{2+} in chloroplasts of submerged leaves in comparison with ones of above-water (aerial) leaves occurs because partial inhibition or change in a rate of calcium-dependent processes in chloroplasts, including chlorophyll synthesis, activation of NAD-kinase and reparation of PS II reactive centers take place;
- Distribution in content of two forms cellulose in cell walls of dimorphic leaves in heterophyllous plants is revealed. The increase in content of amorphous form cellulose and decrease of content of crystalline form cellulose is shown in submerged leaves. The contrary events occurs in above-water (aerial) leaves: the content of crystalline cellulose is increased, and content of amorphous form cellulose is decreased. Taking into account that molecules of amorphous cellulose have ability to absorb of water molecules whereas crystalline form does not able to absorb of water, we think that the increase in amorphous cellulose content can to intensify of apoplast water transport in submerged leaves in comparison with above-water leaves.

Thus, on basis of theoretical and experimental data we can conclude that heterophylly in high aquatic and terrestrial plants is result of action of the specific cellular mechanisms, which start working during development of primordium in the juvenile phase. The differences of anatomical structure and cell ultrastructure between submerged and aerial leaf of heterophyllous aquatic plant allow us to conclude that vital functions of plant are depended on the conditions of environment.

Література

Альбрехт Г., Мустроф А. Участие инвертазы и сахарозосинтетазы в превращениях сахарозы в связи с накоплением целлюлозы и каллозы в корнях пшеницы при недостатке кислорода // Физиология растений. – 2003. – **50**. – С. 907–915.

Арасимович А.А., Ермаков А.И. Определение полисахаридов и лигнина / Методы биохим. исслед. растений. Ред. А.И. Ермаков. – Л.: ВО Агропромиздат, 1987. – С. 143-172.

Баранов Е.И. Ботаника. М.: Изд. « Академкнига», 2006. – 448 с.

Баранова М.А. Принципы сравнительно–стоматографического изучения цветковых растений. – Л.: Ботан. ин-т им. В.Л. Комарова, 1990. – 67 с.

Белетская Е.К. Изменение метаболизма зимних культур при адаптации к затоплению // Физиология растений. – 1977. – **24**. – С. 750– 756.

Белявская Н.А. Роль ионов кальция в механизмах гравирецепции и эффектах микрогравитации на клеточном уровне / Проблемы космической биологии. – М.: Наука, 1994. – С. 82–144.

Белявская Н.А. Корень: тканевой, клеточный и молекулярне уровни растений / Клеточные механизмы адаптации растений к неблагоприятным воздействиям экологических факторов в естественных условияях. – К. : Наук. думка, 2003. – С. 137–176.

Белявская Н.А., Кордюм Е.Л. Ультраструктурная организация клеток апексов корней растений *Alisma plantago-aquatica* L., произрастающих в разных условиях водного режима // Цитология и генетика. – 1995. – **29**. – С. 12–17.

Блюма Д.А. Аквапорини рослин // Физиология и биохимия культ. растений. – 2006. – **38**. – С. 396–404.

Блюма Д.А. Експресія генів аквапоринів підгрупи PIP2 в рослинах в умовах різного водного режиму // Наукові записки Тернопільського національного педагогічного ун-ту. – 2010. – **45**. – С. 3–8.

Веденечева Н.П., Генералова В.Н., Мусатенко Л.И. и др. Гормональный комплекс частухи подорожниковой, адаптированной к разным условиям водного режима // Доповіді НАН України. – 1995. – N 12. – С. 100–102.

Великанов Г.А, Белова Л.П. Регуляция водопроницаемости вакуолярного симпласта // Физиология растений. – 2005. – **52**. – С. 859–866.

Великанов Г.А, Волобуева О.В, Белова Л.П., Гапоненко Е.М. Вакуолярный симпласт – регулируемое русло для водообмена у растений // Физиология растений. – 2005. – **52.** – С. 372–377.

Вовк Ф.Г. Особенности строения эпидермы – важный таксономический признак / Тез. докл. Всесоюз. конф. по анатомии растений (Ленинград, окт. 1984). – Л.: Ботан.ин-т, 1984. – С. 36– 37.

Воскресенская Н.П. Фотосинтез и спектральный состав света. – М.: Наука, 1965. – 309 с.

Гамалей Ю.В. Надклеточная организация растений // Физиология растений. – 1997. – **44**. – С. 819– 846.

Гамалей Ю.В., Куликов Г.В. Развитие хлоренхимы листа. – Л.: Наука, 1978. – 191 с.

Горшкова А.А., Зверева Г.К. Экология степных растений Тувы. – Новосибирск: Наука, 1988. – 117 с.

Горышина Е.Л. Фотосинтетический аппарат растений и условия среды. – Л.: Изд-во ЛГУ, 1989. – 202 с.

Гудин Г., Мерсер Є. Введение в биохимию растений. – М.: Мир, 1986. – Том **1**, – 322 с.

Доронин Ю.П. Физика океана. – Санк-Петербург: РГМУ, 2000. – 340 с.

Дубина Д.В. Вища водна рослинність. – К.: Ін-т ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України, 2006. – 411 с.

Заленскій В.Р. Краткое руководство по фізіологіі растеній. – Петроградъ-Киевъ: Книго изд. «Сотрудникъ», 1918. – 294 с.

Зауралова Н.О. Ассимиляционный аппарат некоторых видов пресноводных гетерофильных растений // Ботан. журн. — 1980, *а*. – **65**. – С. 1439–1446.

Зауралова Н.О. Содержание пластидных пигментов в надводных и подводных листьях некоторых видов пресноводных гетерофильных растений // Вестник ЛГУ. Сер биол. – 1980, *б*. – **5**. – С. 42–45.

Кордюм Е.Л. Устойчивость и пластичность онтогенеза растений / Клеточные механизмы адаптации растений к неблагоприятным воздействиям экологических факторов в естественных условияях. – К.: Наук. думка, 2003, *а*. – С. 31–64.

Кордюм Е.Л. Общая характеристика обьекта исследования и условий его произрастания // В кн. : Клеточные механизмы адаптации растений к неблагоприятным воздействиям экологических факторов в естественных условияях. – К.: Наук. думка, 2003, *б*. – С. 67–76.

Кордюм Е.Л., Сытник К.М., Бараненко В.М., Белявская Н.А., Климчук Д.А., Недуха Е.М. Клеточные механизмы адаптации растений к неблагоприятным воздействиям экологических факторов в естественных условиях. – К. : Наук. думка, 2003. – 273 с.

Косаківська І.В. Фізіолого-біохімічні основи адаптації рослин до стресів. – К.: Сталь, 2003. – 192 с.

Курсанов А.Л. Транспорт ассимилятов в растении. – М.: Наука, 1976. – 646 с.

Ландсберг Г.С. Элементарный учебник физики. – М: Наука, 1986. – Том **3**. – 656 с.

Ландсберг Г.С. Оптика. – 2003. – М.: Физматлит, 2003. – 848 с.

Любименко В.Н. К вопросу о физиологической характеристике световых и теневых растений. – Киев: изд-во АН УССР, 1963. – Т. **1**. – С. 194–202.

Медведев С.С. Физиология растений. – Санк–Петербург: Изд. Санк–Петербургского ун-та. – 2004. – 336 с.

Мокроносов А.Т. Некрасова Г.Ф. Онтогеннетический аспект фотосинтеза (на примере листа картофеля) // Физиология растений. – 1977. – **24.** – С. 458–465.

Наумов С.Ю. Морфология и анатомия листа сельдерейных. – Луганск: Элтон–2, 2009. – 188 с.

Недуха О.М. Структурна характеристика та аналіз пігментів водної форми *Sium latifolium* L. // Укр. ботан. журн. – 2004. – **61**. – С. 74–85.

Недуха О.М. Фенотипічні зміни клітин листків при водному дефіциті // Укр. ботан. журн. – 2005. – **62**. – С. 280–288.

Недуха О.М., Кордюм Є.Л., Овруцька І.І. Фенотипічні зміни листкової пластинки *Alisma plantago-aquatica* L., при водному дефіциті. ІІ. Ультраструктурний та пігментний склад // Укр. ботан. журн. – 1998. – **55**. – С. 591–597.

Недуха О.М. Цитохімічний та біохімічний аналіз локалізації та вмісту целюлози у листках *Sium latifolium* за умов водного дефіциту // Цитология и генетика. – 2009. - № 2. – С. 11–20.

Недуха О.М. Вміст та форма целюлози у листках *Sium latifolium* L. у фазі вегетативного росту // Укр. ботан. журн. – 2010, ***а***. - **67**. – С. 280– 288.

Недуха О.М. Розподіл іонів кальцію у клітинах мезофілу та епідермісу листків повітряно-водної та суходільної форми *Sium latifolium* L. // Укр. ботан. журн. – 2010, ***б***. – **67.** – С. 280–288.

Немирович-Данченко Е. Н. Семейство миртовые (*Myrtaceae*) / Жизнь растений. Цветковые растения. Под ред. А. Л. Тахтаджяна. – М.: Просвещение, 1981. – Т. **5**, ч. 2. – С. 216–222.

Некрасова Г.Ф. Влияние CO_2 на фотосинтетический метаболизм углерода // Фотосинтез и использование солнечной энергии / Под ред. Ничипоровича А.А. Л.: Наука, 1971. С. 164– 169.

Некрасова Г.Ф, Ронжина Д.А, Коробицына Е.Б. Формирование фотосинтетического аппарата в период роста погруженного, плавающего и надводного листа гидрофитов // Физиология растений. – 1998. – **45**. – С. 539–548.

Некрасова Г.Ф., Ронжина Д.А., Малеева М.Г., Пьянков В.И. Фотосинтетический метаболизм и активность карбоксилирующих ферментов у над-

водних, плавающих и погруженных листьев гидрофитов // Физиология растений. – 2003. – **50**. – С. 65–75.

Николаева М.К., Власова М.П. Анатомические особенности, пигментный состав и фотосинтетическая активность листьев бобов, выращенных при различной освещенности // Физиология растений. – 1990. – **37**. – С. 928–936.

Овчаренко Ю.В. Вплив помірного водного дефіциту на структуру коренів повітряно–водних рослин *Alisma plantago-aquatica* L. // Наукові записки Тернопільського держ. пед. ун–ту. Сер. біол. – 2002. – № 2 (17). – С. 66–68.

Петрова С.Е., Барыкина А. Сравнительный биоморфологический анализ *Sium latifolium* и *Sium sisaroideum* (Apiaceae) // Ботанический журнал. – 2005. – **90**. – С. 1837–1847.

Полевой В.В. Физиология растений. – М.: Высш. школа, 1989. – 464 с.

Пьянков В.И. Влияние температуры на фотосинтетический метаболизм углерода у некоторых растений пустыни Каракумы // Фотосинтетический метаболизм углерода / Под ред. Мокроносова А.Т. и др. Свердловск: Изд-во Урал. Гос. Ун-та, 1983. – С. 38–46.

Ронжина Д.А., Пьянков В.И. Структура фотосинтетического аппарата листа пресноводных гидрофитов. II. Количественная характеристика мезофилла листа и функциональная активность листьев с разной степенью погружения // Физиология растений. – 2001. – **48**. – С. 836– 845.

Ронжина Д.А, Некрасова Г.Ф, Пьянков В.И. Сравнительная характеристика пигментного комплекса надводних, плавающих и погруженных листьев гидрофитов // Физиология растений. – 2004. – **51**. – С. 27–34.

Сацыперова И.Ф. Борщевики флоры СССР – новые кормовые растения. – Л.: Наука, 1984. – 223 с.

Силаева А. М. Структура хлоропластов и факторы среды. – К.: Наук. думка, 1978. – 201 с.

Синнот Э. Морфогенез растений, М. : изд-во Иностр. литер., 1963. – 603 с.

Ситник К.М., Мусатенко Л.І., Мартин Г.І., та ін. Вплив водного дефіциту на ріст і фітогормональний комплекс первинного листка у фазі поділу клітин // Укр. ботан. журн. – 2003. – **60**. – С. 366–372.

Тарчевский И. А., Марченко Г. Биосинтез и структура целлюлозы. М.: Наука, 1985. – 280 с.

А.Л. Федоров, М.Э. Кирпичников, З.Т. Артюшенко. Атлас по описательной морфологии высших растений. Лист. Под ред. П.А. Баранова. М. – Л.: Изд. АН СССР, 1956. – 303 с.

Флора УРСР. Київ: Вид. АН Укр. РСР, 1953. Том У. – 117 с.

Abbe E.C., Randolph, L.F., Einset, J. The developmental relationship between shoot apex and growth pattern of leaf blade in diploid maize // Amer. J. Bot. – 1941. – **28**. – P. 778–784.

Aiken S.G. A conspectus of *Myriophyllu*m (Haloragaceae) in North America // Brittonia. – 1981. – **33**. – P. 57–69.

Agarie K., Kai M., Takatsuji H., Ueno O. Expression of C_3 and C_4 photosythetic characteristics in the amphibious sedge *Eleocharis vivipara*: structure and analysis of expression of isogenes for puruvate, orthophosphate dikinase // Plant Mol. Biol. – 1997. – **34**. – P. 363–369.

Albert V.A., Williams S.A., Chase M. Carnivorous plants: phylogeny and structural evolution // Science. – 1992. – **257**. – P. 1491– 1495.

Allen E.D., Spence D.H.N. The differential ability of aquatic plants to utilize the inorganic carbon supply in the fresh water // New Phytologist. – 1981. – **87**. – P. 269–283.

Allsopp A. Heteroblastic development in plants / Advances in Morphogenesis. Eds, M. Abercrombie, Brachet J. – New York: Acad. Press, 1967. – P. 127–171.

Anderson L.W.J. Abscisic acid induces formation of floating leaves in the heterophyllous aquatic angiosperm *Potamogeton nodosus* // Science. – 1978. – **201**. – P. 1135–1138.

Anderson L.W.J. Effect of abscisic acid on growth and leaf development in American ponweed (*Potamogeton nodosus* Poir.) // Aquat. Bot. – 1982. – **13**. – P. 29–44.

*Andersen T., Andersen F., Pedersen O***.** Increased CO_2 in the water around *Littorella uniflora* raises the sediment O_2 concentration // Aquat. Bot. – 2006. – **84**. – P. 294-300.

Andria J.R., Lucas Perez-Llorens J., Vergara J.J. Mechanisms of inorganic carbon acquisition in *Gracilria gaditana* nom. Prov. (Rhodophyta) // Planta. – 1999. – **208**. – P. 564– 573.

Anisimova M, Gascuel O. Approximate likelihood-ratio test for branches: a fast, accurate, and powerful alternative // Syst Biol. – 2006. – **55**. – P. 539–552.

Arber A. R.. Water plants: A study of aquatic angiosperms. – UK: Cambridge University Press., 2008. – 456 p.

Arber A. Water plants. A study of aquatic angiosperms. – Cambridge, Univ. Press., 1920.

Armstrong W. Aeration in higher plants **/** Adv. Bot. Res., Ed. Woolhouse H.W. – London , UK: Acad. Press., 1979. – P. 22–328.

Armstrong W., Brande R., Jackson M.B. Mechanisms of flood tolerance in plants // Acta Bot. Neerland. – 1994. – **43**. – P. 307–358.

Ashby E. An essay in leaf shape // New Phytologist. – 1948, *a*. – **47** (2). – P. 153–176.

Ashby E. The area, cell size and cell number of leaves of *lpomoea* in relation to their position on the shoot // New Phytologist. – 1948, ***b***. – **47** (2). – P. 177–195.

Asuka Kuwabara, Hirokazu Tsukaya, Toshiyuki Nagata. Anatomical and physiological analysis of heterophylly in *Ludwigia arcuata*, in relevance to the evolution of aquatic plants // The 44th NIBB Conference. Evolution and Development. Abstracts. Japan. March, Okazaki Conference Center, 2000. – P. 21–23.

Atalla R. The individual structures of native celluloses // Proceedings of 10th Internat. Symposium on wood and pulping chemistry, TAPPI Press. – 2004. – **1**. - P. 608–614.

Aydelotte, A.R. and P.K. Diggle. Analysis of developmental preformation in the alpine herb, *Caltha leptosepala* // Amer. J. Bot. – 1997. – **84**. – P. 1648–1657.

*Azaizeh H., Steude R***.** Effect of salinity on water transport of excised maize (*Zea mays* L.) roots // Plant Physiol. – 1991. – **97**. – P. 1136–1145.

Badger M.R., Price G.D. The carbon dioxide concentrating mechanisms in cyanobacteria and microalgae // Physiol. Plant. – 1992. – **84**. – P. 605–615.

Bai-Ling Lin, Wen-Jen Yang. Blue light and abscisic acid independently induce heterophyllous switch in *Marsillea quadrifolia* // Plant Physiol. – 1999. – **119**. – P. 429–434.

Bai-Ling Lin. Heterophylly in aquatic plants / Plant Physiology. Fourth Edition. Eds. Lincoln Taiz and Eduardo Zeiger. – Sinauer Associates D Inc., 2002. – Essay **23** (1). – P. 1–17.

Bailey-Serres J., Voesenek L.A.C.J. Flooding stress: acclimations and genetic diversity // Annu. Rev. Plant Biol. – 2008. – **59**. – P. 313–339.

*Bailey-Serres J., Chang R***.** Sensing signalling in response to oxygen deprivation in plants and other organisms // Ann. Bot. – 2005. – **96**. – P. 507–518.

Banga M., Slaa E.J., Blom C.W.P.M., Voesenek L.A.C.J. Ethylene biosynthesis and accumulation under drained and submerged conditions: a comparative study of two *Rumex* species // Plant Physiol. –1996. – **112**. – P. 29–237.

Baran M., Varadyova Z., Kracmar S., Hedbavny J. The common reed (*Phragmites australis*) as a source of roughage in *Raminant* nutrient // Acta Veg., Brno. – 2002. – **71**. – P. 445– 449.

Barthlott W. Scanning electron microscopy the epidermal surface in plants // Syst. Assoc. Spec. 1990. – № 41. – P. 69–94.

Batanouny K.H. Plant Anatomy. A Textbook of Botany. – Univ. Press, Airo, 1992.

Beard J.B., Martin D.P. Influence of water temperature on submersion tolerance of four grasses // Agron J. – 1970. – **62**. – P. 257–259.

Becker M., Kerstein G., Schönherr J. Water permeability of plant cuticles: permeance, diffusion and partition coefficients // Trees. – 1986. – **1**. – P. 54–60.

Beer S. The acquisition inorganic carbon in marine macrophyte // Israel J. Plant Sci. – 1998. – **46**. – P. 83–87.

Beer S., Sand-Jensen K., Madsen T.V., Nielsen S.L. The carboxylase activity of Rubisco and the photosynthetic performance in aquatic plants // Oecologia. – 1991. – **87**. – P. 429–434.

Bell E.L., Klimova T.A., Eisenbat J. et al. The Q_o site of the mitochondrial complex III is required for the transduction of hypoxic signaling via reactive oxygen species production // J. Cell Biol. 2007. – **177**. – P. 1029–1036.

Benschop J.J., Bou J., Peeters A.J.M. et al. Long-term submergence-induced elongation in *Rumex palustris* requires abscisic acid- dependent biosythesis of gibberelin // Plant Physiol. – 2006. – **141**. – P. 1644–1652.

Benschop J.J., Jackson M.B., Guhl K. et al. Contrasting interactions between ethylene and abscisic acid in *Rumex* species differing in submergence tolerance // Plant J. – 2005. – **44**. – P. 756–768.

Bercu R. Histoanatomy of the leaves of *Trapa natans* (Trapaceae) // Phytologia Balcanica. – 2004. – **10**. – P. 51–55.

Bercu R., Fagaras M. Anatomical features of the root, stem and leaf blade of *Potamogeton pectinatus* L. and *Vallisneria spiralis* L. // Contr. Bot Univ «Babes-Bolyai» Clij-Napoca. 2002. – **37.** – P. 41–42.

Beyer M., Lay S., Knoche M. Studies on water transport through the sweet cherry fruit surface. IX. Comparing permeability in water uptake and transpiration // Planta. – 2005. – **220**. – P. 474–485.

Birner T., Steude E. Effects of anaerobic conditions on water and solute relations, and on active transport in roots of maize (*Zea mays* L.) // Planta. – 1993. – **190**. – P. 474–483**.**

Bitonti M.B., Cozza R., Wang G. et al. Nuclear and genomic changes in floating and submerged buds and leaves of heterophyllous waterchestnut (*Trapa natans*) // Physiol. Plantarum. – 1996. – **97**. – P. 21–27.

Black M.A., Maberly S.C., Spence D.H.N. Resistances to carbon dioxide fixation in four submerged freshwater macrophtes // New Phytol. – 1981. – **89**. – P. 557–568.

Blatt M. Ca^{2+} signaling and control of quard-cell volume in stomatal movements // Curr. Opin. Plant Biol. – 2000. – **3**. – P. 196–204

Blatt M., Leyman B., Geelen D. Molecular events of vesicle trafficking and control by SNAR proteins in plants // New Phytol. – 2000. – **44.** – P. 389–418.

Bodkin P.C., Spence D.H.C., Weeks D.C. Photoreversible control heterophylly in *Hippuris vulgaris* L. // New Phytologist. – 1980. – **84**. – P. 533–542.

*Boeger M.R.T***.** The influence of substratum and water velocity on growth of *Ranunculus aquatilis* l. (Ranunculaceae) // Aquat. Bot. – 1992. – **42**. – P. 35–359.

Boeger M.R.T. Morphological and anatomical adaptation of *Polygonum spectabile* Mart (Polygonaceae) to flooding in the *Amazonian varzea* // Amazoniana. – 1994. – **13**. – P. 3–11.

Boeger M.R.T., Poulson M.E. Morphological adaptations and photosynthesis rates of amphibious *Veronica anagallis-aquatica* L. (Scrophulariaceae) under different flow regimes // Aquat. Bot. – 2003. – **75**. – P. 123–135.

Bowes G., Salvucci E. Plasticity in the photosynthetic carbon metabolism of submerged aquatic macrophytes // Aquat. Bot. – 1989. – **34**. – P. 233–266.

Bowes G., Rao S.K., Estavillo G.M., Reiskind J.B. C-4 mechanisms in aquatic angiosperms: comparison with terrestrial C-4 systems // Funct. Plant Biol. – 2002. – **29**. – P. 379–392.

Bowman JL. Class III HD-zip gene regulation, the golden fleece of argonaute activity? // Bioessays. – 2004. - **26**. – P. 938–942.

Bradshaw A.D. Evolutionary signoficance of phenotypic plasticity in plants // Adv. Genet. – 1965. – **13**. – P. 115–155.

Branco-Price C., Kawaguchi R., Ferreira R.B., Bailey-Serres J. Genome–wide analysis of transcript abundance and translation in *Arabidopsis* seedlings subjected to oxygen deprivation // Ann. Bot. – 2005. – **96**. – P. 647–660.

Bray E.A. Genes commonly regulated by water-deficit stress in *Arabidopsis thaliana* // J. Exp. Bot. – 2004. – **55**. – P. 2331–2341.

*Briggs D.S.M. Walters***.** Plant variation and evolution. – 2nd Ed. Camridge, UK.: Univ. Press, 1984.

Bringmann G., Rischer H., Schlauer J. et al. The tropical liana *Triphyophyllum peltatum* (Dioncophyllaceae): formation of carnivrous organs is only a facultative prerequisite for shoot elongation // Carnivorous Plant Newsletter. – 2002. – **31**. – P. 44–52.

Bristow J. M. 1969. The Effects of CO_2 on the growth and development of amphibious plants. // Can. J. Bot. – 1969. – **47**. – P. 1803–1807.

Brodersen C.R., Vogelmann Th.C. Do epidermal lens cells facilitate the absorptance of diffuse light? // Amer J. Bot. – 2007. – **94**. – P. 1061–1066.

Brown R..M. The biosynthesis of cellulose // J. Macromol Sci. Pure Appl. Chem. – 1996.- **A33.** –P. 1345-1373.

Brown R.H., Hattersley P.W. Leaf anatomy of C_3–C_4 species as related to evolution of C_4 photosynthesis // Plant Physiol. – 1989. – **91**. – P. 1543–1550.

Brown W.V. Variations in anatomy, associations and origins of Kranz tissue // Amer. J. Bot. – 1975. – **62**. – P. 395–402.

Browse J.A., Brown J.M.A., Dromgoole F.I. Malate synthesis and metabolism during photosynthesis in *Egeria densa* plant // Aquat. Bot. – 1980. **– 8.** – P. 295–305

Bruck D.K., Kaplan D.R. Heterophyllic development in *Muehlenbeckia* (Polygonaceae) // Amer. J. Bot. – 1980. – **67.** – P. 337–346.

Bruni N.C., Yang J.P., Dengler N.G. Leaf development plasticity of *Ranunculus aquatilis* in response to terrestrial and submerged environments // Can. J. Bot. – 1996. – **74**. – P. 823– 827.

Bucher M., Brändle R., Kuhlemeier C. Glycolytic gene expression in amphibious *Acorus calamus* L. under natural conditions // Plant and Soil. – 1996. – **178**. – P. 75–82.

Burns G .P. Plastic heteroblasty in beach groundsel (*Senecio lautus*) // New Zealand J. Bot. – 2005. – **43**. – P. 665–672.

Bush D.S. Calcium regulation in plant cells and its role in signaling // Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biology. – 1995. – **46**. – P. 95-122.

Carr G.M., Duthie H.C., Taylor W.D. Models of aquatic plant productivity: a review of the factors that influence growth // Aquat. Bot. – 1997. – **59**. – P. 195–215.

Carpenter K. J. Specialized structures in the leaf epidermis of basal angiosperms: morphology, distribution, and homology // Amer. J. Bot. – 2006. – **93**. – P. 665–681.

Carpenter K.J., Jordan G.J., Leigh A., Brodribb T.J. Giant cuticular pores in *Eidothea zoexylocarya* (Proteaceae) leaves // Amer. J. Bot. – 2007. – **94.** – P. 1282–1288.

Carpita N., Defernez M., Findlay K., et al. Cell wall architecture of the elongating maize coleoptile // Plant Physiol. – 2001. – **127**. – P. 551–565.

Casati P., María V. Lara, Andreo C.S. Induction of a C_4-like mechanism of CO_2 fixation in *Egeria densa*, a submersed aquatic species // Plant Physiol. – 2000. – **123**. – P. 1611–1622.

Charles S.A., Halliwell B. Action of calcium ions on *Spinacia oleracea* chloroplast fructose biphosphatase and other enzymes of Calvin cycle // Biochem J. – 1980. – **188**. – P. 775–779.

Chazdon R..L., Kaufmann S. Plasticity of leaf anatomy of two rain forest shrubs in relation to photosynthetic light acclimation // Funct. Ecol. – 1993. – **7.** – P. 385–394.

Chen Chyi-Chuann, Chen Y.-R. Study of laminar hydatodes of *Ficus formosana* (Moraceae). I. Morpholohy and ultrastructure // Bot. Bull. Acad. Sin. – 2005. – **46**. – P. 205–215.

Chiang S.H.Y., Huang L.L. The formation of folier sclereids in *Numphaea* // Yushania. – 1984. – **1**. – P. 33–52.

Cho H.T., Kende H. Expansins and internodal growth of deepwater rice // Plant Physiol. – 1997, *a*. – **113**. – P. 145–151.

Cho H.T., Kende H. Expression of expansin genes is correlated with growth in deepwater rice // Plant Cell. – 1997, *b*. – **9**. – P. 1661–1671.

Choi Y.E., Harada E., Wada M. et al. Detoxification of cadmium in tobacco plants: formation and active excretion of crystals cadmium and calcium through trichomes // Planta. – 2001. – **203**. – P. 45–50.

Choi D., Kim J.H., Kende H. Whole genome analysis of the *OsGRF* gene family encoding plant–specific putative transcription activators in rice // Plant Cell Physiol. – 2004. – **45**. – P. 897–904.

*Chrispeels M., Crawford N.M., Schroeder J***.** Proteins for transport of water and mineral nutriens across the membranes of plant cell // Plant and Cell Physiol. – 1999. – **11**. – P. 661–675.

Christodoulakis N.S. An anatomical study of seasonal dimorphism in leaves *of Phlomis fruticosa* // Ann. Bot. – 1989. – **63**. – P. 389–394.

Christodoulakis N. S., Tsimbani H., Fasseas C. Leaf structural peculiarities in *Sarcopoterium spurosum*, a seasonally dimorphic Subshrub // Amer. J. Bot. – 1990. – **65**. – P. 291–296.

Clark A., Bohnert H. Epidermis–specific transcripts: nucleotide sequence of a full–length cDNA of EP112 encoding a putative lipid transfer protein // Plant Physiol. – 1993. – **103**. – P. 677–678.

Clark A., Bohnert Y. Epidermis–specific expression of genes of the lipid protein transfer protein family from *Arabidopsis thaliana* // Plant and Cell Physiol. – 1999. – **40**. – P. 69–76.

Clark A., Verbeke J., Bohnert H. Epidermis–specific gene expression in *Pachyphytum* // Plant Cell. – 1992. – **4**. – P. 1189–1198.

Clarke P.G.H. Developmental cell death: morphological diversity and multiple mechanisms // Anatomy and Embryology. – 1990. – **181**. – P. 195–213.

Clevering O.A. Growth and morphology of *Scirpus lacustris* S. Maritimus seedlings as affected by water level and light availability // Functional Ecology. – 1996. – **10**. – P. 289-296.

Cook C.D.K. On the determination of leaf form in *Ranunculus aquatilis* // New Phytol. – 1969. – **68**. – P. 469–480.

Cook C.D.K., Gut B.J., Rix E.M. et al. Water plants of the world. Ed. W. Junk. The Hauge, 1974.

Cook S.A., Johnson M.P. Adaptation to heterogenous environments. I. Variation in heterophylly in *Ranunculus flammula* L. // Evolution. – 1968. – **22**. – P. 496–516**.**

Craword R.M.M., Brändle R. Oxygen deprivaton stress in a changing environment // J. Exp. Bot. – 1996. – **47**. – P. 145–159.

Craword R.M.M. Tolerance of anoxia and ethanol metabolism in germinating seeds // New Phytol. – 1977. – **79**. – P. 511–517.

Craword R.M.M. Root survival in flooded soils // In: Ecosystems of the world, 4A, Milers: swamp, bog, fen and moor. Ed. Gore A.J.P., Elsevir Sci. Publ. Co., Amsterdam, NET, 1983. – P. 257– 283.

Cutter E.G. Studies of morphogenesis in the *Nymphaeaceae.* I. Introduction: Some aspects of morphology of *Numphar lutea* (L.) Sm. and *Nymphaea alba* L. // Phytomorphology. – 1957. – **7**. – P. 45–57.

Czihak C., Muller M., Schober H. et al. Dynamics of water adsorbed to cellulose // Physica B. – 1999. – **266**. – P. 87–91.

Dacey J.W.H. Internal winds in water lilies: an adaptation for life in anaerobic sediments // Science. – 1980. – **210**. – P. 1017–1019.

Dalla Vecchia F., Cuccato F., La Rocca N. et al. Endodermis-like sheaths in the submerged macrophyte *Ranunculus trichophulluss* Chaix // Ann. Bot. – 1999. – **83**. – P. 93–97.

*Dalla Vecchia F., Zuppini A., Baldan B. et al***.** Photosynthetic behaviour of leaves and stems of some aquatic plants / Photosynthesis From Light to Biosphere. Ed. P. Mathis. – The Netherlands: Kluwer Acad. Press., 1995. – Vol. **5**. – P. 575–578.

Darley C.P., Forrester A.M., McQueen-Mason S.J. The molecular basis of plant cell wall extension // Plant Mol. Biol. – 2001. – **47**. – P. 179–195.

*Davies F.S., Flore J.A***.** Short-term flooding effects on gas exchange and quantum yield on rabbiteye blueberry (*Vaccinium ashei Reade*) // Plant Physiol. – 1986, ***a***. – **81**. – P. 289–292.

Davies F.S., Flore J.A. Gas exchange and flooding stress of highbush and rabbiteye blueberries // J. Aner. Soc. Hort Sci. – 1986, ***b***. – **111**. – P. 565–571.

Davis G.J. Proserpinaca: photoperiodic and chemical differentiation of leaf development and flowering // Plant Physiol. – 1967. – **42**. – P. 662–668.

Delmer D.P. Cellulose biosynthesis: exciting times for a difficult field of study // Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. – 1999. – **50**. – P. 245–276.

Denny M. Air and water: life's media. – New Jersey, USA.: Princeton University Press, 1993.

Deschamp P.A., Cook T.J. Leaf dimorphism in aquatic angiosperms: significance of turgor pressure and cell explansion // Science. – 1983. – **219**. – P. 505–507.

Deschamp P.A., Cook T.J. Causal mechanisms of leaf dimorphism in the aquatic *Callitriche hetrophylla* // Amer. J. Bot. – 1984. – **71**. – P. 319–329.

*DeSilva D.L.R., Mansfield T.A. McAinsh***.** Changes in stomatal behaviour in the calcicole *Leontodon hispidus* due to the distribution by ozone of the regulation of apoplastic Ca^{2+} by trichomes // Planta. – 2001. – **214**. – P. 158–162.

Diggle P.K. 1997. Ontogenetic contingency and floral morphology: the effects of architecture and resource limitation // Internat. J. Plant Sciences. – 1997, *a*. - **158**. – P. 99–107.

Diggle P.K. 1997. Extreme preformation in alpine *Polygonum viviparum*: an architectural and developmental analysis // Amer. J. Bot. – 1997, *b*. – **84.** – P. 54–169.

Dilcher D.L. Approaches to the identification of angiosperm leaf remains // Bot. Rev. – 1974. – **40**, № 1. – P. 1–157.

Dolan L. Poethig R.S. Genetic analysis of leaf development in Cotton // Development. – 1991. – **1** (Suppl.). – P. 39–46.

Donahue R.A. Interactions of Ambient light directionality with leaf anatomy and effects on photosynthesis of sun and shade leaves of *Thermopsis montana*. Ph.D. Dissertation. University of Wyoming, Laramie, WY, USA. – 1991.

Drew M.C. Oxygen deficiency and root metabolism: injury and acclimation under hypoxia and anoxia // Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. – 1997. – **48**. – P. 223–250.

*Drew M.C., He C.J., Morgan P.W***.** Programmed cell death and aerenchyma formation in roots // Trends Plant Sci. – 2000. – **5**. – P. 123–127.

Eckenwalder J. E. Foliar heteromorphism in *Populus* (Salicaceae), a source of confusion in Teitiaiy leaf remains // Systematic Bot. – 1980. – S(**4**). – P. 366–383.

Edwards G.E., Ku M.S.B. Biochemistry of C_3–C_4 intermediates /The Biochemistrry of Plants. Vol, **10**. Photosynthesis. Eds. M.D. Hatch and N.K. Boardman. – San Diego, CA: Acad. Press, 1987. – P. 275–325.

Ehwald R., Michael W., Titel C. The cell wall as a barrier for extrafascicular transport of polymer, water and low-molecular–weight solutes //Abstracts of 4[th] Congress of Russia Physiologists. Moscow: Publ. Institute of Plants Physiology. Moscow. – 1999. – P. 305.

Eighmy T.N., Jahnke L.S., Fagerberg W.R. Studies of *Elodea nuttallii* grown under photorespiratory conditiond. Evidence for bicarbonate active transport // Plant Cell and Environ. – 1991. – **14**. – P. 157–165.

Elzenga J.Th., Prins H.B. Light-induced polar pH changes in leaves of *Elodea canadensis* II. Effects of ferricyanide: tvidence for modulation by the redox state of the cytoplasm // Plant Physiol 1989. – **91**. – P. 68–76.

Esposito S., Cobianchi R., Sorr S. et al. Ultrastructural alterations and HSP 70 induced in *Elodea canandensis* Michx. Exposed to heavy metal // Caryologia. – 2007. – **60**. – P. 115–120.

Etnier S.A., Villani P.J. Differences in mechanical and structural properties of surface and aerial petioles of the aquatic plant *Nymphaea odorata* subsp. tuberose (Nymphaceae) // Amer. J. Bot. – 2007. – **94**. – P. 1067–1072.

Ettinger W.F., Clear A.M., Fanning K.J., Peek M.L. Identification of a Ca^{2+}/H^+ antiport in the plant chloroplast thylakoid membrane // Plant Physiol. – 1999. – **119**. – P. 1379–1386.

Evans D.E. Aerenchyma formation // New Phytol. – 2004. – **161**. – P. 35–49

Fagerberg W.R., Eighmy T.T., Jahnke L.S. Studies of *Elodea nuttallii* grown under photorespiratory conditions. III. Quantative cytological characteristics // Plant Cell and Environ. – 1991. – **14**. – P. 167–173.

Fassett N. A manual of aquatic plants. – Madison: University of Wisconsin Press, 1957. (Цитовано за Little S.T., 2003).

Fox F.M. Macrophytes / River Biota: Diversity and Dynamics. Eds. G. Petts and P. Calow. – Oxford: Blackwell Scientific Publications, 1996. – P. 23–44.

Franceschi V.R. Oxalic acid metabolism and calcium oxalate formation in *Lemna minor* L. // Plant Cell Environm. – 1987. – **10**. – P. 397–406.

Francis D. Cell Size and Organ Development in Higher Plants // *In:* Plant Cell Division. Rancis O., Duditz D., and Inzé O., Eds. – Portland Press Research Monographs, Portland, 1998.

Franck, D.H. Comparative morphology and early leaf histogenesis of adult and juvenile leaves of *Darlingtonia californica* and their bearing on the concept of heterophylly // Bot. Gaz. – 1976. – **137**. – P. 20–34.

Frost-Christensen H., Bolt Jorgensen L., Flotoo F. Species specificity of resistance to oxygen diffusion in thin cuticular membranes from amphibious plants // Plant, Cell and Environ. – 2003. – **26**. – P. 561–569.

Frost-Christensen H., Sand-Jensen K. Comparative kinetics of photosynthesis in floating and submerged *Potamogeton* leaves. // Aquat. Bot. – 1995. – **51**. – P. 121–134.

Frost-Christensensen H., Floto F. Resistance to CO_2 diffusion in cuticular membranes of amphibious plants and the implication for CO_2 acquisition // Plant Cell and Environ. – 2007. – **30**. – P. 12–18.

Fukao T., Xu K., Ronald P.C., Bailey-Serres J. A variable cluster of ethylene response factor-like genes regulates metabolic and developmental acclimation responses to submergence in rice // Plant Cell. – 2006. – **18**. – P. 2021–2034.

Furbunk R.T., Taylor W.C. Regulation of photosynthesis in C_3 and C_4 plants: a molecular approach // Plant Cell. – 1995. – **7.** – P. 797–807.

Geber M.A., Watson M.A., Furnish R. Genetic differences in the clonal demography in *Eichhornia crassipes* // J. Ecol. – 1992. – **80**. – P. 329–341.

Gee D., Anderson L.W.J. Influence of leaf age on responsiveness of *Potamogeton nodosus* to ABA– induced heterophylly // Plant Growth Regulation. – 1998. – **24**. – P. 119–125.

Gibbs J., Greenway H. Mechanisms of anoxia tolerance in plants. I. Growth, survival and anaerobic catabolism // Functional Plant Biology. – 2003. – **30**. – P. 1–47.

Gimmler H., Weiss C., Baier M., Hartung W. The conductance of the plasmalemma for CO_2 // J. Exp. Bot. – 1990. – **41**. – P. 785–795.

Givnish T.J. Comparative studies of leaf form: assessing the relative roles of selective pressures and phylogenic constraints // New Phytol. – 1987. – **106** (Suppl.). – P. 131–160.

Givnish T.J., Sytsma K.J., Smith J.F., Hahn W.J. Thorn-like prickles and heterophylly in *Cyanea*; adaptations to extinct avian browsers on Hawaii? // Proc. Natl. Acad. Sci., USA. – 1994. – **91**. – P. 2810–2814.

Goebel K. «Pflanzenbiologische Schilderungen,» Vol. **II**. – N. G. Elwert'sche erlagsbuchhandlung, Marburg, 1803.

Goebel K. 1891. Morphologische und Biologische studien. V. Utricularia. VI. Limnathemum //Ann. Du Jardin Bot. de Buitenzorg. – 1891. – Vol. **IX**. – P. 41–126.

Goebel K. Organography in Plants. – Oxford: Oxford University, Press (Clarendon), 1900.

Goliber T.E. Endogenous ABA content correlates with photon fluence rate and induced leaf morphology in *Hippuris vulgaris.* // Plant Physiol. – 1989. – **89**. – P. 732–734.

Goliber T.E., Feldman L.J. Osmotic stress, endogenic abscisic acid, and the control of leaf morphology in *Hippuris vulgaris* L. // Plant Cell Environm. – 1989. – **12**. – P. 163–171.

Goliber T.E., Feldman LJ. Development analysis of leaf plasticity in the heterophyllous aquatic plant *Hippuris vulgaris* L. // Amer. J. Bot. – 1990. – 77. – P. 399–412.

Grabov A., Blatt M. A steep dependence of inward-rectifying potassium channels on cytosolic free calcium concentration increase evoked by hyperpolarization in quard cells // Plant Physiol. – 1999. – **119**. – P. 277–287.

Grabov A., Blatt M. Membrane voltage initiates Ca^{2+} waves and potentiates Ca^{2+} increases with abscisic acid in stomatal quard cells // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. – 1998. – **95**. – P. 4778–4783.

Grammatikopoulos G., Maneta Y. Direct absorption of water by hairly leaves of *Phlomis fructicosa* and its contribution to drought avoidance // Can. J. Bot. – 1994. – **72.** – P. 1805–1811.

Green S., Green T.L., Heslop-Harrison Y. Seasonal heterophylly and leaf gland features in *Triphyophyllum* // Bot. J. Linnean Soc. – 1979. - **78**. – P. 99–116.

Greyson R.I., Walden D.B., Smith W.J. Leaf and stem heteroblasty in *Zea* // Bot. Gaz. – 1982. – **143**. – P. 73–78.

Grove GN, Brudvig GW. Calcium binding studies of photosystem II using a calcium-selective electrode // Biochemistry. – 1998. – **37**. – P. 1532– 1539.

Guglielminettie L., Wu Y., Boschi E. et al. Effects of anoxia on sucrose degrading enzymes in cereal seeds // J. Plant Physiol. – 1997. – **150**. – P. 251–258.

Hamrnond D. The expression of genes for leaf shape in *Gossypium hirsutum* L. and *Gossypium arboreum* L. 1. The expression of genes for leaf sshape in *Gossypium hirsutum* L. // Amer. J. Bot. – 1941. – **28**. – P. 124–133.

Hake S., Smith H.M., Holtan H. et al. The role of KNOX genes in plant development // Ann. Rev. of Cell Development Biology. – 2004. – **20**. – P. 125– 151.

Hanhijarvi A.M., Fagerstedt K.V. Comparison of carbohydrate utilization and energy charge in the yellow flag iris (*Iris pseudacorus*) and garden iris (*Iris germanica*) under anoxia // Physiol. Plantarum. – 1995. – **93**. – P. 493–497.

Hanson P., Heuser J., Jahn R. Neurotransmitter release – four years of SNARE complexes // Curr. Opin. Neurobiol. – 1997. – **7.** – P. 310–315.

Hartel A., Steude E. The function of water channels in *Chara*. The temperature dependence of water and solute flows provides evidence for composite membrane transport and for slippage of small organic solutes across water channels // Planta. – 1997. – **202**. – P. 324–335.

Hatch M.D. C_4 photosynthesis: a unique blend of modified biochemistry, anatomy and ultrastructure // Biochim. Biophys. Acta. – 1987. – **895**. – P. 81–106.

Hauke V., Schreiber L. Ontogenetic and seasonal development of wax composition and cuticular transpiration of ivy (*Hedera helix* L.) sun and shade leaves // Planta. – 1998. – **207**. – P. 65–75.

He J.B., Bogemann G.M., Van de Steeg H.G., Rijnders J.G.H-M. Survival tacties of *Ranunculus* species in river flood plants // Oecologia. – 1999. – **118**. – P. 1–8.

He C.J., Drew M.C., Morgan P.W. Induction of enzymes associated with lysigenous aerenchyma formation in roots of *Zea mays* during hypoxia or nitrogen-starvation. // Plant Physiol. – 1994. – **105**. – P. 861–865.

He C.J., Finlayson S.A., Drew M.C. et al. Ethylene biosynthesis during aerenchyma formation in roots of maize subjected to mechanical impedance and hypoxia // Plant Physiol. – 1996, ***a***. – **112**. – P. 1679–1685.

He C.J., Morgan P.W., Drew M.C. Transduction of an ethylene signal is required for cell death and lysis in the root cortex of maize during aerenchyma formation induced by hypoxia // Plant Physiol. – 1996, ***b***. – **112**. – P. 463–472.

Hebert P. Macrophytes / In: The Encyclopedia of Earth. Boston Univ. NCSE. Eds. Cutler J. Cleveland (Washington, D.C.: Environmental Information Coalition, Nat. Council for Sci. and the Environment), 2007.

Henzi T., Brändle R. Long-term survival of rhizomatous species under oxygen deprivation / Interacting stresses on plants in a changing climate. NATO ASI Series. Eds. M.B. Jackson and C.R. Black. – Berlin and Heidelberg: Springer-Verlag, 1993. – P. 305–314.

Hoad S., Grace J., Jeffree C. Humidity response of cuticular conductance of beech (*Fagus sylvatica* L.) leaf discs maintained at high relative water content // J. Exp. Bot. – 1997. – **48**. – P. 1969–1975.

Hoffmann-Benning S., Kende H. On the role of abscisic acid and gibberellin in the regulation of the growth in rice // Plant Physiol. – 1992. – **99**. – P. 1156–1161.

Holaday A.S., Bowes G. C4 acid metabolism and dark CO_2 fixation in a submersed aquatic macrophyte (*Hydrilla verticillata*) // Plant Physiol. – 1980. – **65**. – P. 331-335.

Holloway P.J. Structure and histochemistry of plant cuticular membranes: an overview / The plant cuticle. Eds. D.E. Cutler, K.L. Alvin K.L. and C.E. Price. – London: Acad. Press, 1982, ***a***. – P. 1–32.

Holloway P.J. The chemical composition of plant cutins / The plant cuticle. Eds. D.E. Cutler, K.L. Alvin K.L. and C.E. Price. – London: Acad. Press, 1982, ***b***. – P. 45–86.

Horiguchi G, Kim GT, Tsukaya H. The transcription factor AtGRF5 and the transcription coactivator AN3 regulate cell proliferation in leaf primordia of *Arabidopsis thaliana* // Plant J. – 2005. – **43**. – P. 68–78.

Hostrup O. G. Wiegleb. Anatomy of leaves of submerged and emergent forms of *Littorella uniflora* (L.) Ascherson. // Aquat. Bot. – 1991. – **39**. – P. 195–209.

*Hough R.A***.** Photorespiration and productivity in submersed aquatic vascular plants // Limnology and Oceanography. – 1974. – **19**. – P. 912–927.

Hsu T.C., Liu H.C., Wang J.S. et al. Early genes responsive to abscisic acid during heterophyllous induction in *Marsilea quadrifolia* // Plant Mol. Biol. – 2001. – **47**. – P. 703– 715.

Hutchinson G.E. A treatise on limnology. Vol. **3**. Limnological Botany. – New York, USA: Wiley, 1975.

Iida S, Kosuge K, Kadono Y. Molecular phylogeny of Japanese *Potamogeton* species in light of noncoding chloroplast sequences // Aquat Bot . – 2004. – **80**. – P. 115–127.

Iida S., Miyagi A., Kadono Y., Kosuge K. Molecular adaptation of *rbcL* in the heterophyllous aquatic plant *Potamogeton* // PLoS One. – 2009. – **4**. e. 4633. – P. 1–7.

Iraki N., Bressan R., Nasegawa P., Carpita C. Alteration of the physical and chemical structure of the primary cell wall of growth-limited plant cells adapted to osmotic stress // Plant Physiol. -1989. – **91**. – P. 39-47.

Ishizawa K., Murakami S., Kawakami Y., Kuramochi H. Growth and anergy status od arrowhead tubers, pondweed turions and rice seedlings under anoxic conditions // Plant Cell and Environ. – 1999. – **22**. – P. 505–514.

Israelachvili J.N. Intracellular and surface forces. – London: Acad. Press., 1999.

Jacobs T. Why do Plant cells divide? // The Plant Cell. – 1997. – **9**. – P. 1021–1029.

Jackson M.B. Ethylene and responses of plants to soil waterlogging and submergence // Annu. Rev. Plant Physiol. – 1985. – **36**. – P. 145–174.

Jackson M.B. Ethylene-promoted elongation: an adaptation to submergence stress // Ann. Bot. – 2007. – **101**. – P. 229–248.

Jackson M.B., Armstrong W. Formation of aerenchyma and the processes of plant ventilation in relation to soil flooding and submergence // Plant Biol. – 1999. – **1**. – P. 274–287.

Johanson U., Karlsson M., Johanson I. et al. The complete set of genes encoding major instrinsic proteins of *Arabidopsis* provides a framework for a new nomenclature for major instrinsic proteins in plants // Plant Physiol. – 2001. – 126. – P. 1358–1369.

*Jahn R., Sudhof T***.** Membrane fusion and exocytosis // Annu. Rev. Biochem. – 1999. – **68**. – P. 863–911.

Jahnke L.S., Eighmy T.T., Fagerberg W.R. Studies of *Elodea nuttallii* grown under photorespiratory conditions. 1. Photosynthetic characteristics // Plant, Cell and Environ. – 1991. – **14**. – P. 147–156.

Jones J.I., Eaton J.W., Hardwick K. The effect of changing environmental variables in the surrounding water on the physiology of *Elodea nuttallii* // Aquat. Bot. – 2000. – **66**. – P. 115–129.

Jarvis MC. The proportion of calcium-bounded pectin in plant cell walls // Planta. – 1982. – **154** – P. 344– 346.

Jiang Y., Kehua Wang. Growth, physiological, and anatomical responses of Creeping Bentgrass cultivars to different depths of waterlogging // Crop. Sci. Soviety of America. – 2006. – **46**. – P. 2420–2426.

Johnson C., Knight M.R., Kondo T. et al. Circadian oscillations in cytosolic and chloroplast free calcium in transgenic luminous plants // Science. – 1995. – **269**. – P. 1863–1866.

Jung J.S., Preston G.M., Smith B.L. et al. Molecular structure of the water channel through aquporin CHIP: the hourglass model // J. Biol. Chem. – 1996. – **269**. – P. 14648–14654.

Justin S.H.F.W., Armstrong W. The anatomical characteristics of roots and plant response to soil flooding // New Phytol. – 1987. – **106**. – P. 465–495.

Kaczkowski J. Structure, function and metabolism of plant cell wall // Acta Physiol. Plant. – 2003. – **25**. – P. 287–305.

Kalattukudy P.E. Biosynthesis pathways of cutin and waxes and their sensitivity to environmental stresses // Experimental. – 1996. – **47** (Suppl.). – P. 50.

Kane M.E. Developmental morphology and physiology of heterophyllous aquatic angiosperms (abscisic acid, haloraceae, leaf development, stomata). PhD Dissertation. – Kingston: University of Rhode Island, 1984.

*Kane M.E., Albert L.*S. Environmental and growth regulator effects on heterophylly and growth of *Proserpinaca intermedia* (Haloragaceae) *Hippuris vulgaris* L. // Aquat Bot. – 1982. –**23.** – P. 73–85.

Kane M.E., Albert L.S. Abscisic acid induced aerial leaf morphology and vasculature in submerged *Hippuris vulgaris* L. // Aquat. Bot. – 1987. – **28**. – P. 81–88.

Kane M., Albert L.S. Abscisic acid induction of aerial leaf development in *Myriophyllum* and *Proserpinaca* species cultured *in vitro* // J. Aquat. Plant and Plant Manage. – 1999. – **27**. – P. 102–111.

Kaplan D.R. Comparative developmental analysis of the heteroblastic leaf series of axillary shoots of *Acorus calamus* L. (Araceae) // Cellule. – 1973. – **69**. – P. 251–290.

Kaplan D.R. The relationship of cells to organisms in plants: problems and lmplications of an organismal perspective // lntemat. J. Plant Sci. – 1992. – **153** (3). – P. 28–37.

Kaplan D.R., Hagemann W. The relationship of cell and organism in vascular plants. Are cells the building blocks of plant form // BioScience. – 1991. – **41** (10). – P. 693–703.

Kaplan A., Reinhold L. CO_2 concentration mechanisms in photosynthetic microorganisms // Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. – 1999. – **50**. – P. 539–570.

Kataoka Y., Kondo T. Quantitative analysis for the cellulose 1-α crystalline phase in developing wood cell walls // Internat. J. Biolog. Macromolecules. – 1999. – **24.** – P. 37–41.

Kaul R. B. Anatomical observations on floating leaves // Aquat. Bot. – 1976. – **2**. – P. 215–234.

Kawase M. Effect of flooding on ethylene concentration in horticultural plants // J. Amer. Soc. Hort. Sci. – 1972. – **97**. – P. 584–588.

Kaway M., Samarajeewa P.K., Barrero R.A. et al. Cellular dissection of the degradation pattern of cortical cell death during aerenchyma formation on rice roots // Planta. – 1998. – **204**. – P. 277–287.

Kende H., van der Knaap E., Cho H.T. Deepwater rice: a model plant to study stem elongation // Plant Physiol. – 1998. – **118.** – P. 1105–1110.

Kearns E.V., Assmann S.M. The quard cell-environment connection // Plant Physiol. – 1999. – **102**. – P. 711–715.

Keiko Yoshinaga, Eiko Yoshinaga, Shin-Ichi Arimura et al. Mitochondrial behaviour in the early stages of ROS stress leading to cell death in *Arabidopsis thaliana* // Ann. Bot. – 2002. – **96**. – P. 337-342.

Kerstiens G. Cuticular water permeability and its physiological significance // J. Exp. Bot. – 1996. – **47**. – P. 1813–1832.

Kerstiens G. Water transport in plant cuticles: an update // J. Exp. Bot. – 2006. – **57**. – P. 2493–2499.

Kerstetter R.A., Poethig R.S. The specification of leaf identity during shoot development // Annu. Rev. Cell and Develop. Biol. – 1998. – **14**. – P. 373–398.

Kim J.H., Cho H.T., Kende H. α-Expansins in the semiaquatic ferns *Marsilea quadrifolia* and *Regnellidium diphyllum*: evolutionary aspects and physiological role in rachis elongation // Planta . – 2000. – **212**. – P. 85–92.

Kim G.-T., Fujioka S., Kozuka T. et al. CY CYP90C1 and CYP90D1 are involved in different steps in the brassinosteroid pathway in *Arabidopsis thaliana* // Plant J. – 2005, a. – **41**. – P. 710-721.

Kim G.T., Yano S., Kozuka T., Tsukaya H. Photomorphogenesis of leaves: shade–avoidance syndrome and differentiation of sun/shade leaves // Photochem. Photobiol. Sci. – 2005, b. – **4**. – P. 770–774.

Kim J.H., Kende H. A transcriptional coactivator, AtGIF1, is involved in regulating leaf growth and morphology in *Arabidopsis* // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 2004. – **101**. – P. 13374–13379.

Kirch H., Vera-Estrella R., Golldack D. et al. Expression of water channel proteins in *Mesembryanthenum crystallinum* // Plant Physiol. – 2000. – **123**. – P. 111–124.

Kim, G.-T., Tsukaya, H., Uchimiya, H. The *ROTUNDIFOLIA3* gene of *Arabidopsis thaliana* encodes a new member of the cytochrome P–450 family that is required for the regulated polar elongation of leaf cells // Genes Dev. – 1998. – **12**. – P. 2381–2391.

Klok E.J., Wilson I.W., Wilson D. et al. Expression profile analysis of the low-oxygen response in *Arabidopsis* root cultures // Plant Cell. – 2002. – **14**. – P. 2481–2494.

Klopatek J.M. Nutrient dynamics of freshwater riverine marshes and the role of emergent macrophytes // Freshwater wetlands, ecological processes and management potential. Ed. Good R.E., Wigham D.F., Sipmpson R.L. N.Y.: Acad. Press, 1978. - P. 195–216.

Knight S, Anderson I, Brände´n C-I. Crystallographic analysis of ribulose 1,5-bisphosphate carboxylase from spinach at 2-4 Å resolution subunit interactions and active site // J. Mol. Biol. – 1990. - **215**. – P. 113–160.

Knight H. Calcium signaling during abiotic stress in plants // Int. Rev. Cytol. – 2000. – **195**. – P. 269-324.

Knight H, Trewavas AJ, Knight MR. Calcium signaling in *Arabidopsis thaliana* responding to drought and salinity // Plant J. – 1997. – **12**. – P. 1067–1078.

Kromer Silke. Respiration during photosynthesis // Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. — 1995. — **46**. — 45–70.

Kuo-Huang Ling-Long, Chen S-H., Chen S-J. Ultrastructural study on the formation of sclereids in the floating leaves of *Nymphoides coreana* and *Numphar schimadai* // Bot. Bull. Acad. Sin. – 2000. – **41**. – P. 283–291.

Kuo-Huang L.L., Zindler-Frank E. Structure of crystal cells and influences of leaf development on crystal cells development and vice verse in *Phaseolus vulgaris* (Leguminosae) // Bot Acta. 1998. – **111.** – P. 337–345.

Kupper H., Lombi E., Zhao F.J., McGrath S.P. Cellular compartmentation of cadmium and zink in relation to other elements in the hyperaccumulator *Arabidopsis halleri* // Planta. – 2000. – **212**. – P. 75–84.

Kuwabara A., Ikegami K., Koshiba T., Nagata T. Effect of ethylene and abscisic acid upon heterophylly *in Ludwigia arcuata* (Onagraceae) // Planta. – 2003. – **217**. – P. 880–887.

Kuwabara A., Tsukaya H., Nagata T. Identification of factors that cause heterophylly in *Ludwigia arcuata* Walt. (Onagraceae) // Plant Biol. – 2001. – **3**. – P. 98–105.

Laan P., Blom C.W.P.M. Growth and survival responses of *Rumex* species to flooded and submerged conditions: the importance of shoot elongation, underwater photosynthesis and reserve carbohydrates // J. Exp. Bot. – 1990. – **41**. – P. 775–783.

Laan P., Tusserams M., Blom C.W.P.M., Veen B.W. Internal oxygen transport in *Rumex* species and its significance for respiration under hypoxic conditions // Plant and Soil. – 1990. – **122**. – P. 39–46.

Lardizabal K.D., Metz J.G., Sakamoto T., et al. Purification of a jojoba embryo wax synthase, cloning of its cDNA, and production of high levels of wax in seeds of transgenic *Arabidopsis* // Plant Physiol. – 2000. – **122**. – P. 645–656.

Lars W.J. Anderson. Abscisic acid induces formation of floating leaves in the heterophyllous aquatic angiosperm *Potamogeton nodosus* // Science. – 1978. – **201**. – P. 1135–1138.

Lasanthi-Kudahettige R., Magneschi L., Loreti E.et al. Transcript profiling of the anoxic rice coleoptile // Plant Physiol. – 2007. – **144**. – P. 218–231.

Lechowski Z., Biatczyk J. Calcium mediated cytokinin action on chlorophyll synthesis in isolated embryo of Scots pine // Biol. Plant. – 1993. – **35**. – P. 53–62.

Lecki C., McAinsh M., Allen G. et al. Abscisic acid-induced stomatal closure mediated by cyclic ADP-ribose // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. – 1998. – **95**. – P. 15837–15842.

Lecouer J., Wery J., Turc O., Tardieu F. Expansion of pea leaves subjected to short water deficit: cell number and cell size are sensitive to stress at different periods of leaf development // J. Exp. Bot. – 1995. – **46**. – P. 1093–1101.

Lee D.V., Bone R.A., Tarsis S.L., Storch D. Correlaton of leaf optical properties in tropical forest sun and extreme–shade plants // Amer. J. Bot. –1990. – **77**. – P. 370–380.

Lee Y., Kende H. Expression of α-expansins is correlated with internodal elongation in deepwater rice // Plant Physiol. – 2001. – **127.** – P. 645–654.

Lemcoff J.H., Guarnaschelli A.B., Garau A.N. et al. Elastic and osmotic adjustments in roots cutting of several clones of *Eucalyptus camaldulensis* Dehnh from southeastern Australia after a drought // Flora. – 2002. – **197**. – P. 134–142.

Lemtiri C. Effects of internal K^+ and ABA on the voltage- and time-dependence of the outward $K(^+)$-rectifier in *Vicia* quard cells // J. Membrane Biol. – 1996. – **153**. – P. 105–116.

Lersten N.R. Occurrence of endodermis with a Casparian strip in stem and leaf // Bot. Rev. – 1997. – **63**. – P. 265–277.

Les D., Sherider D.J. Biochemical heterophylly and flavonoid evolution in North American *Potamogeton* (*Potamogetonacea*) // Amer. J. Bot. – 1990. – **77**. – P. 453–465.

Leshem G. Ca^{2+} and intermolecular bridging of membrane phospholipids and proteins / The Metabolism, Structure and Function of Plant Lipids. – N.Y.: Plenum Press, 1987. – P. 225–227.

Levene H. Genetic equilibrium when more than one ecological niche is available // Amer. Natur. – 1953. - **77.** – P. 331–333.

Leuman B., Geelen D., Quintero F., Blatt M. A tobacco syntaxin with a role in hormonal control of quard cell ion channels // Science. – 1999. – **283**. – P. 537–540.

Lichtenthaler H.K., Buschmann C., Dol M. et al. Photosynthetic activity, chloroplast ultrastructure, and leaf characteristics of high-light and low-light plants and sun and shade leaves // Photosynth. Res. – 1981. – **2**. – P. 115–141.

Lin Bai-Ling, Yang W.J. Blue light and abscisic acid independently induce heterophyllous switch in *Marsilea quadrifolia* // Plant Physiol. – 1999. – **119**. – P. 429–434.

Lin B.L. Heterophylly in Aquatic Plants / Plant Physiology, Fourth Edition. Chapter **23**, Essay. 23. – Lincoin Taiz and Eduardo Zeiger. China, 2002. – P. 1–6.

Lin C.-H., Lin B.-L.,. Kao W.-Y. Leaf characteristics and photosynthetic performance of floating, emergent and terrestrial leaves of *Marsilea quadrifolia* // Taiwania. – 2007. – **52.** – P. 195–200.

Lin L., Wang H.-J., Wang J-S. et al. Abscisic acid regulation of heterophylly in *Marilea quadrifolia* L.: effect of R-(-) and S-(+) isomers // J. Exp. Bot. – 2005. – **56**. – P. 2935–2948.

Liu F., Vantoai T., Moy L. et al. Global transcription profiling reveals novel insights into hypoxic response in *Arabidopsis* // Plant Physiol. – 2005. – **137**. – P. 1115–1129.

Liu Q., Umeda M., Ushimiya H. Isolation and expression analysis of two rice genes encoding the mjor intrinsic protein // Plant. Mol. Biol. – 1994. – **26**. – P. 2003–2007.

Little S.T. Adaptation and acclimaton of populatons of *Ludwigia repens* to growth in high- and lower–CO_2 springs // A Dissertation presented to the graduate school of the University of Florida in partial fulfillment of the requirements for the degree of doctor of philosophy. – USA: Univ. Florida, 2003. – P. 1–157.

Lloyd N.D.H., Canvin D.T., Bristow J.M. Photosynthesis and photorespiration in submerged aquatic vascular plants // Can. J. Bot. – 1977. – **55**. – P. 3001–3005.

Loreti E., Poggi A., Novi G. et al. Genome–wide analysis of gene expression in *Arabidopsis* seedlings under anoxia // Plant Physiol. – 2005. – **137**. – P. 1130–1138.

Loreti E., Yamaguchi J., Alpi A., Perata P. Sugar modulation of α–amylase genes under anoxia // Ann. Bot. – 2003. – **91**. – P. 143–148.

Loveys B.R. The intercellular location of abscisic acid in stressed and nonstressed leaf tissue // Physiol. Plant . – 1977. – **40**. – P. 6–10.

Lu Z., Neumann P.M. Water–stressed maize, barley and rice seedlings show species diversity in mechanisms of leaf growth inhibition // J. Exp. Bot. – 1998. – **49**. – P. 1945–1952.

Lu Z., Neumann P.M. Water stress inhibits hydraulitic conductance and leaf growth in rice seedlings but not the transport of water via mercury–sensitive water channels in the root // Ibid. – 1999. – **120**. – P. 143–151.

Lucas W.J., Tyree M.T., Petrov A. Characterization of photosynthetic ^{14}carbon assimilation by *Potamogeton lucens* L. // J. Exp. Bot. – 1978. – **29**. – P. 1409–1421.

Lüttge U., Krapf G. Die Ultrastruktur der *Nymphaea* Hydropoten in Zusammenhang mit ihrer Funktion als Salz-transportierende Drüsen // Cytobiologie. – 1969. – **1**. – P. 121–131.

Lüttge U. , Krapf G. Transport function of leaves / *In:* Growth and function of leaves. J.E. Dale, F.L. Milthorpe, Eds. , Clarendon Press, Oxford, UK., 1983. P. 413-485

Maberly S.C., Madsen T.V. Affinity for CO_2 in relation to the ability of freshwater macrophytes to use HCO_3 // Funct. Ecol. – 1998. – **12**. – P. 99–106.

Maberly S.C., Spence D.H.N. Photosynthesis and photorespiration in freshwater organisms: amphibious plants // Aquat. Bot. – 1989. – **34**. – P. 267–286.

MacAinsh M., Webb A., Taylor J., Hetherington A. Stimulus-induced oscillation in quard cell cytosolic–free calcium // Plant Cell. – 1995. – **7**. – P. 1207-1219.

MacFarlane J.J., Raven J.A. External and internal CO_2 transport in *Lemanea:* interaction with the kinetics of ribulose biphosphate carboxylase // J. Exp. Bot. – 1985. – **36**. – P. 610–622.

MacRobbi E. Signal transduction and ion in quard cells // Phil. Trans. Roy. Soc. London B. – 1998. – **353**. – P. 1475–1488.

Madsen T.V. Growth and photosynthetic acclimation by *Ranunculus aquatilis* L. in response to inorganic carbon availability // New Phytologist. – 1993. – **125.** – P. 707–715.

Madsen T.V., Breinholt M. Effects of air contact on growth, inorganic carbon sources, and nitrogen uptake by an amphibious freshwater macrophyte // Plant Physiol. – 1995. – **107**. – P. 149–154.

Madsen T.V., Enevoldsen H.O., Jorgensen T.B. Effects of water velocity on photosynthesis and dark respiration in submerged stream macrophytes // Plant, Cell and Environ. – 1993. – **16**. – P. 317–322.

Madsen T.V., Maberty S.C. Diurnal variation in light and carbon limitation of photosynthesis by two species of submergered freshwater macrophytes with a differential ability to use bicarbonate // Freshwater Biol. – 1991. – **26**. – P. 175–187.

Madsen T.V., Sand-Jensen K. Photosynthetic carbon assimilation in aquatic macrophytes // Aquat. Bot. – 1991. – **41**. – P. 5–40.

Madsen T.V., Sondergaard M. The effects of current velocity on the photosynthesis of *Callitriche stagnalis* // Scop. Aqua.t Bot. – 1983. – **15**. – P. 187–193.

Magnin N.C., Coolay B.A., Reiskind J.B., Boiwes G. Regulation and localization of key enzymes during the induction of Kranz-less, C_4-type photosynthesis in *Hydrilla verticillata* // Plant Physiol. – 1997. – **115**. – P. 1681–1689.

Majeau N., Coleman J.R. Isolation and characterization of cDNA coding for pea chloroplastic carbonic anhydrase // Plant Physiol. – 1991. – **95**. – P. 264–268.

Maike C. Rentel M.C., Lecourieu D., et al. OXI1 kinase is necessary for oxidative burst-mediated signalling in *Arabidopsis* // Nature. – 2004. – **427**. – P. 858–861.

Malone M., Ridge I. Ethylene –induced growth and proton excretion in the aquatic plant *Nymphoides peltata* // Planta. – 1983. – **157**. – P. 71–73.

Mariaux J., Bockel C., Salamini F., Bartels D. Dessication – and abscisic acid–responsive genes encoding major instrinsic proteins (MIPs) from the resurrection plant *Craterostigma plantagineum* // Ibid. – 1998. – **38**. – P. 1089–1099.

Marga F., Gallo A., Hasenstein K.H. et al. Cell wall component affect mechanical properties: studies with thistle flowers // Plant Physiol. Biochem. – 2003. – **41**. – P. 792–797.

Marques A.R., Garcia Q.S., Rezende J.L.P., Fernandes G.W. Variation in leaf characteristics of two species of *Miconia* in the Brazilian cerado ubder different ligh intensities // Trop Ecol. –2000. – **41**. – P. 47–56.

Martin T. Stages of regulated exocytosis // Trends Cell Biol. – 1997. – **7.** – P. 271–276.

Maslova I.P., Tchernyadeva I.F., Vartapetian B.B. Soluble proteins and alcohol dehydrogenase of rice seedlings in anoxia // Abstracts of 12th Internat. Botan. Congress, vol. **2**. – Leningrad: Nauka, 1975. – P. 365.

Matoh T., Matsushitaa N., Takahashi E. Salt tolerance of the reed plant *Phragmites communis* // Physiol Plantarum. – 1988. – **72**. – P. 8–14.

Mattoo AK, Marder JB, Edelman M. Dynamics of the photosystem II reaction center // Cell. – 1989. – **56**. – P. 241–246.

Maurel C. Aquaporins and water permeability of plant membranes // Annu. Rev. Plant Physiol. – 1997. – **48**. – P. 399–429.

Mauseth J.D. Plant Anatomy. – Menlo Park: Benjamin/Cummings Pub. CO, 1988.

Mazza C.A., Boccalandro H.E., Giordano C.V. et al. Functional significance and induction by solar radiation of ultraviolet–absorbing sunscreens in field–grown soybean crops // Plant Physiol. – 2000. – **122**. – P. 117–126.

McAinsh M.R., Brownlee C., Hetherington A.M. Visualising changes in cytosolic-free Ca^{2+} during the response of stomatal guard cells to abscisic acid // Plant Cell. – 1992. – **4**. – P. 1113–1122.

McAinsh M.R., Webb A.A.R., Taylor J.E., Hetherington A.M. Stimulus–induced oscillations in guard cell cytosolic–free calcium // Plant Cell. – 1995. – **7.** – P. 1207–1219.

McClure J.W. Physiology and functions of flavonoids // The flavonoids. Eds. J. Harbone, T. Mabry, and H. Mabry. N.Y., Acad. Press, 1975. – P. 970-1055.

McGonigle B., Nelson T. C_4 isoform of NADP–malate dehydrogenese: cDNA cloning and expression in leaves of C_4, C_3, and C_3–C_4 intermediaate species of *Flaveria* // Plant Physiol. – 1995. – **108**. – P. 1119–1126.

Miller J.M. Floral pigments and phylogeny in *Echinocereus* (Cactaceae) // Syst. Bot. – 1974. – **13**. – P 173-183.

Minorsky P.V. Heterophylly in aquatic plants // Plant Physiol. – 2003. – **133**. – P. 1671–1672.

Miedema H., Felle H., Prins H.B.A. Effect of high pH on the plasma membrane potential and conductance in *Elodea densa* // J. Memb. Biol. – 1980. – 128. – P. 63–69.

Miedema H., Prins H.B. Coupling of proton fluxes in the polar leaves of *Potamogeton* lucens L. // J. Exp. Bot. – 1992. – **43.** – P. 907–914.

Mommer L., Pederson O., Visser E.J.W. Acclimation of a terrestrial plant to submergence facilitates gas exchange under water // Plant cell and Environ. – 2004. – **27**. – P. 1281–1287.

Mommer L., de Kroon H., Pierik R., Bogemann G. A functional comparison of acclimation to shade and submergence in two terrestrial plant species // New Phytol. – 2005. – **167**. – P. 197–206.

Mommer L., Lenssen J.P.M., Huber H. et al. Ecophysiological determinants of plant performance under flooding: a comparative study among seven plant families // J. Ecol. – 2006, ***a***. – **94**. – P. 1117–1129.

Mommer L., Pons TL, Visser E.J.W. Photosynththic consequeces of phenotypic plasticity in response to submegence: *Rumex palustris* as a case study // J. Exp. Bot. – 2006, ***b***. – **57.** – P. 283–290.

Mommer L., Pons T.L., Wolters-Arts M. et al. Submergence–induced morphological, anatomical, and biochemical responses in a terrestrial species affects gas diffusion resistance and photosynthetic performance // Plant Physiol. – 2005. – **139**. – P. 497–508.

Mommer L., Visser E.J.W. Underwater photosynthesis in flooded terrestrial plants: a matter of leaf plasticity // Ann. Bot. – 2005. – **96**. – P. 581–589

Mommer L, Wolters–Arts M., Andersen Ch. et al. Submergence–induced leaf acclimation in terrestrial species varying in flooding tolerance // New Phytol. – 2007. **– 176**. – P. 337–345.

Moore A, Akerman K.E.O. Calcium and plant organelles // Plant Cell and Environ. – 1984. – **7**. – P. 423– 429.

Morroney J.V., Somanchi A. How do algae concentrate CO_2 to increase the efficiency of photosynthetic carbon fixation? // Plant Physiol. – 1999. – **119**. – P. 9–16.

Mosyakin S.L., Fedoronchuk M.M. Vascular Plants of Ukraine. A nomenclaral checklist. Ed.: S.L. Mosyakin. - Kiev. ISBN 966-02-1336-0. Друк. наукових ж-лів НААУ, 1999. - 345 с.

Mott K.A., Michaelson O. Amphistomy as an adaptation to high light intensity in *Ambrosia cordifolia* (Compositae) // Amer. J. Bot. – 1991. – **78**. – P. 76–79.

Murrata K, Mitsuoka K, Hirai T. et al. Structural determinants of water permeation through aquaporin-1 // Nature. – 2000. – **407**. – P. 599–605.

Musgrave A., Jackson M.B., Ling E. Callitriche stem elongation is controlled by ethylene and gibberelin // Nature. – 1972. – **238**. – P. 93-96.

Nedukha O.M. Epidermis leaf structural responses of some aquatic plants to constant water environment // Advances of Agricultural Sciences. Problem Issue. – 2010, ***a***. – **545.** – P.169–178.

Nedukha O.M. Effect of moderate water deficit on calcium ions distributions in leaf cells of *Sium latifolium*. // Advances of Agricultural Sciences. Problem Issues. – 2010, **b.** – **545.** – P. 179–190.

Nelson T., Langdale J.A. Developmental genetics of C_4 photosynthesis // Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. – 1992. – **43**. – P. 25–47.

Newman J.R., Raven J.A. Carbonic anhidrase in *Ranunculus penicillatus* spp *pseudofluitans*: activity, location and implication for carbon assimilation // Plant Cell and Environ. – 1993. – **16**. – P. 491–500.

Nielsen S.L. A comparison of aerial and submerged photosynthesis in some *Danish* amphibious plants // Aquat. Bot. – 1993. – **45**. – P. 27–40.

Nielsen S.L., Sand-Jensen K. Regulation of photosynthetic rates of submerged rooted macrophytes // Oecologia. – 1989. – **81**. – P. 364–368.

Nielsen S.L., Sand-Jensen K. Photosynthetic implications of heterophylly in *Batrachium peltatum* (Schrank) Prest. // Aquat. Bot. – 1993. – **44**. – P. 361–371.

Nilsson Martin. Water-induced charge transport in microcrystalline cellulose // Acta Universitatis Upsaliensis. Uppsalla. – 2006. – **170**. – P. 1–54.

Niinemets U. Components of leaf dry mass per area – thickness and density – alter leaf photosynthetic capacity in reverse directions in woody plants // New Phytol. – 1999. – **144**. – P. 35–47.

Nishio J.N., Sun J., Vogelmann Th. Photoinhibition and the light environment within leaves / Photoinhibition of Photosynthesis. Eds. N. Baker and J. Bowyer. – Oxford: Ltd. UK., 1994. – P. 221–237.

Nobel P.S. Physicochemical plant physiology. – San Diego: Acad. press., 1999. (Цитовано за: *Tarashima et al.*, 2006).

Nowak E.J., Martin G.E. Physiological and anatomical responses to water deficits in the CAM epiphyte *Tillandsia ionantha* (Bromeliaceae). // Internat. J. Plant Sci. – 1997. – **158**. – P. 818–826.

Oladele F.A. Inner surface sculpture of cuticles in Cupressaceae // Can. J. Bot. – 1983. – **61**. – P. 1222–1231.

Ookawara R., Satoh S., Yoshihito T., Ishizawa K. Expression of α-expansin and xyloglucan endotransglucosylase/hydrolase genes associated with shoot elongation enhanced by anoxia, ethylene and carbon dioxide in arrowhead (*Sagittaria pygmaea* Miq.) tubers // Ann. Bot. – 2005. – **96**. – P. 693–702.

Padgett D. J. A Momograph of *Nuphar* (Nymphaeaceae) // Rhodora. – 2007. - 109(937). – P. 1–95.

Parkhurst D.F. The adaptive significance of stomatal occurrence on one or both surfaces of leaves // J. Ecol. – 1978. – **66**. – P. 367–383**.**

Pedersen O. Acropetal water transport in submerged plants // Bot. Acta. – 1994. – **107**. – P. 61–65.

*Pedersen O., Jorgensen L.B., Sand-Jensen K***.** Through-flow of water in leaves of a submerged plant is influenced by the apical opening // Planta. – 1997. – **202**. – P. 43–50.

Pedersen O., Sand-Jensen K. Water transport in submerged macrophytes // Aquat. Bot. – 1993. – **44**. – P. 385–406.

Pedersen O., Sand-Jensen K. Transpiration does not control growth and nutrient supply in the amphibious plant, *Mentha aquatica* // Plant Cell and Environ. – 1997. – **20**. – P. 117–123.

Pedersen O., Vos H., Colmer T.D. Oxygen dynamics during submergence in the halophytic stem succulent *Halosarcia perganulata* // Plant Cell and Environ. – 2006. – **29**. – P. 1388–1399.

Pennell R.I., Lamb C. Programmed cell death in plants // Plant Cell. – 1997. – **9**. – P. 1157–1168.

Pesacreta Th.C., Hasenstein K. The internal cuticle of *Cirsium horridulum* (Asteraceae) leaves. // Amer. J. Bot. – 1999. – **86,** № 7. – P. 923–928.

Petch E. Notes on Cryptocoryne // Annals of Peradeniya. – 1928. – **11**. P. 11–26. (Цитовано за Little S.T., 2003).

Pomeroy M.K., Andrews Ch.J. Metabolic and ultrastructural changes associated with flooding at low temperature Wheat and Barley // Plant Physiol. – 1979. – **64**. – P. 635–639.

Poethig R. S. Leaf morphogenesis in flowering plants // The Plant Cell. – 1997. – **9**. – P. 1077– 1087.

Preston R.D. Polysaccharides conformation and cell wall function // Ann. Rev. Plant Physiol. – 1979. – **30**. – P. 55–78.

Pridman J.B. The phenol glucosylation reaction in the plant kingdom // Phytochemistry. – 1964. – **3**. – P. 493-497.

Prins H.B.A., Elzenga J.T. Bicarbonate utilization: function and mechanism // Aquat. Bot. – 1989. – **34**. – P. 59–83.

Pritchard S.G., Rogers H.H., Prior S.A., Peterson C.M. Elevated CO_2 and plant structure: a review // Global Change Biology. – 1999. – **5**. – P. 807–837.

Ram P.C., Singh B.B., Singh A.K. et al. Submergence tolerance in rainfed lowland rice: physiological basis and prospects for cultivar improvement through marker- aided breeding // Field Crops Res. – 2002. – **76**. – P. 131-152.

*Rascio N***.** The underwater life of secondarily aquatic plants: some problems and solutions // Critical Rev. Plant Sci. – 2002. – **21**. – P. 401–427.

Rascio N., Cuccato F., Dalla Vecchia F. et al. Structural and functional features of the leaves of *Ranunculus trichphyllus* Chaix., a reshwater submerged macrophyte // Plant Cell and Environ. – 1999. – 22. – P. 205–212.

Rascio N., Dalla Vecchia F., La Rocca N. Morphological, ultrastructural and photosynthetic features of two fresh water angiosperms / Photosynthesis: Mechanisms and Effects. Garab G. Ed. Kluwer. – Dordrecht: Acad. Publish., 1998. – Vol. **5**. – P. 3459–3462.

Rascio N., Mariani P., Dalla Vecchia F. et al. Ultrastructural and photosynthetic features of leaves and stems of *Elodea canandensis* // J. Plant Physiol. – 1994. – **144**. – P. 314–323.

Rascio N, Mariani P., Tommasini E. et al. Photosynthetic strategies in leaves and stems of *Egeria densa* // Planta. – 1991. – **185**. – P. 297–303.

Raven J.A. Photosynthesis in aquatic plants / Ecology of Photosynthesis. Eds. E.D. Schulze, M. Caldwell. – Berlin: Springer-Verlag, Berlin, 1994. – P. 200-231.

Raven J.A. Into de voids: The distribution, function, development and maintenance of gas spaces in plants // Ann. Bot. – 1996. – **78**. – P. 137–142.

Raven J.A., Spicer R.A. The evolution of crassulcean acid metabolism. / Crassulaceae Acid Metabolism Biochemistry, Ecophysiology and Evolution. – Winter K., Smith J.A.C., Eds. Springer-Berlin, 1996. – P. 360–385.

Rawsthorne S. C_3-C_4 intermediate photosynthesis: Linking physiology to gene expression // Plant J. – 1992. – **2.** – P. 267–274.

Rebsdorf A., Thysse N., Erlandsen M. Regional and temporal variation in pH, alkalinity and carbon dioxide in *Danish streams* in relation to land use // Freshwater Biol. – 1991. – **25**. – P. 419–435.

Reiskind J.B., Madsen T.V., VanGinkel L.C., Bowes G. Evidence that inducible C-4–type photosynthesis is a chloroplastic CO_2–concentrating mechanism in *Hydrella*, a submersed monocot // Plant Cell and Environ. – 1997. – **20**. – P. 211–220.

Richmond T., Somerville C. The cellulose synthase superfamily // Plant Physiol. – 2000. – **124**. – P. 495–498.

Ridge I. Ethylene and growth control in amphibious plants / Plant Life in Aquatic and Amphibious habitats. Ed. R.M.M. Crawford. – Oxford, UK: Blackwell Sci. Publ., 1987. – P. 53–76.

Rieder M., Schreiber L. Protecting against water loss: analtsis of the barrir properties of plant cuticles // J. Exp. Bot. – 2001. – **52**. – P. 2023–2032.

Rieu I., Cristescu S.M., Harren F.J.M. et al. RP-ACS1, a flooding–induced 1–aminocyclopropane–1–carboxylate synthase gene of *Rumex palustris* is involved in rhythmic ethylene production // J. Exp. Bot. – 2005. – **56**. – P. 841–849.

Rijnnders J.G.H.M., Armstrong W., Darwenr M.J. et al. The role of oxygen in submergence–induced petiole elongation in *Rumex palustris*: in situ measurements of oxygen in petioles of intact plants using micro–electrodes // New Phytologist. – 2000. – **147**. – P. 479–504.

Rijnders J.G.H.M., Yang Y.Y., Kamiya Y. et al. Ethylene enhances gibberellin levels and petiole sensitivity in flooding–tolerant *Rumex palustris* but not in flooding-untolerant *R. acetosa* // Planta . – 1997. – **20**. – P. 320–325.

Rivers R.L., Dean R.M., Chandy G. et al. Functional analysis of nodulin 26, an aquaporin in soybean root nodule symbiosomes // J. Biol. Chem. - 1997. – **272**. – P. 16256–16261.

Robe W.E., Griffitths H. Seasonal variations in the ecophysiology of *Littorella uniflora* (L.) Ascherson in acidic and eutrophic habitats // New Phytol. – 1992. – **120**. – P 289–304.

Robe W. E., Griffiths H. Adaptations for an amphibious life: changes in leaf morphology, growth rate, carbon and nitrogen investment, and reproduction during adjustment to emersion by the freshwater macrophyte *Littorella uniflora* // New Phytologist. – 1998. – **140**. – P. 9–23.

Roh M.H., Shingles R., Cleveland M.J., McCarty R.E. Direct measurement of calcium transport across chloroplast inner–envelope vesicles // Plant Physiol. – 1998. – **118.** – P. 1447–1454.

Roux S., Slocum R.D. Role of calcium in mediating cellular functions important for growth and development in higher plants / Calcium and Cell Function. – NY, London: Acad. Press, 1982. – **3**. – P. 409–453.

Ryen F.J. Isolation and characterization of photosynthetically active cells from submersed and floating leaves of the aquatic macrophyte *Potamogeton nodosus* Poir // Plant and Cell Physiol. – 1985. – **26**. – P. 309–315.

Ryerson D.E., Dengler N.G. Light-induced phenotypical plasticity in plants / Tested studies for laboratory teaching. Ed. C.A. Goldman. – 1994, Vol. **15**. – P. 259–293.

*Ryser P., Eek L***.** Consequence of phenotypic plasticity vs. interspecific differences in leaf and root traits for acquisition of aboveground and belowground resources // Amer. J. Bot. – 2000. – **87**. – P. 402–411.

Rzewuski G., Sauter M. The novel rice (*Oryza sativa* L.) gene *OsSbf1* encodes a putative member of the Na^+/bile acid symporter family // J. Exp. Bot. – 2002. – **53**. – P. 1991–1993.

Sachs M.M., Freeling M., Okimoto R. The anaerobic proteins of maize // Cell. – 1980. – **20**. – P. 761–767.

Sai J., Johnson C.H. Dark-stimulated calcium ion in the chloroplast stroma and cytosol // The Plant Cell. – 2002. – **14**. – P. 1279 – 1291.

Saika H., Okamoto M., Miyoshi K. et al. Ethylene promotes submergence-induced expression of *OsABA8ox1*, a gene that encodes ABA 8′-hydroxylase in rice // Plant Cell Physiol. – 2007. – **48**. – P. 287–298

Sakurai N., Tanaka S., Kuraishi S. Changes in wall polysaccharides of Squash (*Cucurbita maxima* Duch.) hypocotyls under water stress condition. I. Wall sugar composition and growth as affected by water stress // Plant Cell Physiol. – 1987, *a*. – **28.** – P. 1051–1058.

Sakurai N., Tanaka S., Kuraishi S. Changes in wall polysaccharides of Squash (*Cucurbita maxima* Duch.) hypocotyls under water stress condition. II. Composition of pectin and hemicelluloses polysaccharides // Plant Cell Physiol. –1987, b. – **28**. – P. 1059–1070.

Salt D.E., Prince R., Pickering I.J., Raskin I. Mechanisms of cadmium mobility and accumulation in Indian mustard // Plant Physiol. – 1995. – **109**. – P. 1427–1433.

Salvucci E., Bowes G. Induction of reduced photorespiratory activity in submersed and amphibious aquatic macrophytes // Plant Physiol. – 1981, *a*. – **67**. – P. 335–340.

Salvucci E., Bowes G. Two photosynthetic mechanisms mediating the low photorespiratory state in submerged aquatic angiosperms // Plant Physiol. – 1981, *b*. – **73**. – P. 488–496.

Salvucci E., Bowes G. Photosynthetic and photorespiration responses of the aerial and submerged leaves of *Myriophyllun brasilience* // Aquat. Bot. – 1982. – **13.** – P. 147–164.

Sand-Jensen K. Photosynthetic carbon sources of stream macrophytes // J. Exp. Bot. – 1983. – **139**. – P. 198–210.

Sand-Jensen K., Frost-Christensen H. Plant growth and photosynthesis in the transition zone between land and stream // Aquat. Bot. – 1999. – **63**. – P. 23–35.

Sand-Jensen K., Pedersen M.F., Nielsen S.L. Photosynthetic use of inorganic carbon among primary and secondary water plants in streams // Freshwater Biol. – 1992. – **27**. – P. 283–293.

Sand-Jensen K., Pederson O. Velocity gradients and turbulence around macrophyte stands in treams // Freshwater Biol. – 1999. – **42**. – P. 315–328.

Sand-Jensen K., Mebus J.R. Fine–scale patterns of water velocity within macrophyte patches in streams // Oikos. – 1996. – **76.** – P. 169–180.

Sanders D., Brownlee C., Harper J.F. Communication with calcium // Plant Cell. – 1999. – **11**. – P. 691–706.

Sarda X., Tousch D., Ferrare K. et al. Two TIP–like genes encoding aquaporins are expressed in sunflower guard cells // Plant J. – 1997. – **12**. – P. 1103–1111.

Sarkar P., Niki Teruo, Gladish D.K. Changes in cell wall ultrastructure induced by sudden flooding at 25°C in *Pisum sativum* (Fabaceae) primary roots // Amer. J. Bot. – 2008. – **95**. – P. 782–792.

Sato T., Harada T., Ishizawa K. Stimulation of glycolysis in anaerobic elogation of pondweed (*Potamogeton distinctus*) turion // J. Exp. Bot. – 2002. – **53**. – P. 1847–1856.

Sauter M. Differential expression of CAK (cdc2-activating kinase)-like protein kinase, cyclins and *cdc*2 genes from rice during the cell cycle and in response to gibberellins // Plant J. – 1997. – **11**. – P. 181–190.

Sauter M. Rice in deep water: «How to take heed against a sea of trouble» // Naturwissenschaften. – 2000. – **87**. – P. 289–303.

Schmidt B.L., Millington W. F. Regulation of leaf shape in *Proserpinaca palustris* // Bulletin of the Torrey Bot. Club. – 1968. – **95**. – P. 264–286.

Schlichting C.D., Pigliucci M. Gene regulation, quantitative genetics, and the evolution of reaction norms // Evolut. Ecol. – 1995. - **9.** - P. 154–168.

Schlichting C.D., Pigliucci M. Phenotypical evolution, a reaction norm perspective. – Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates, Inc. Publishers, 1998.

Schnittger S., Hulskamp M. Trichome morphogenesis a cell–cycle perspective // Philosophical Transactions of the Royal Society of London. B. – 2002. – **357**. – P. 823–826.

Schönherr J. Resistance of plant surfaces to water loss: transport properties of cutin, suberin and associated lipids / Physiol. Plant Ecology. II. Encyclopedia of Plant Physiology., Lange O., Nobel P., Osmond C., Ziegler H., eds. – Heidelberg: Springer, 1982. Vol. **2 B**. – P. 153–179.

Schönherr J. Characterization of aqueous pores in plant cuticles and permeation of ionic solutes // J. Exp. Bot. – 2006. – **57**. – P. 2471–2491

Schreiber L. Polar paths of diffusion across cuticles: new evidence for an old hypothesis // Ann. Bot. – 2005. – **95**. – P. 283–290.

Schreiber L., Skrabs M., Hartmann K.D. et al. Effect of humidity on cuticular water permeability of isolated cuticular membranes and leaf disks // Planta. – 2001. – **214**. – P. 274–282**.**

*Schussle E., Longstreth D.J***.** Changes in cell structure during the formation of root aerenchyma in *Sagattaria lancifolia* (Alismataceae) // Amer. J. Bot. – 2000. – **87**. – P. 12–19.

Schutten J., Davy A.J. Predicting the hydraulic forces on submerged mcrophytes from current velocity, biomass and morphology // Oecologia. – 2000. – **123**. – P. 445– 452**.**

Schutten J., Merida T. Water permeability of plant cuticular membranes: the effects of humidity and temperature on permeability of non-isolated

cuticular membranes of onion bulb scales // Plant, Cell and Environ. – 1981. – **5**. – P. 349–354.

*Sculthorpe C.D***.** The biology of aquatic vascular plants. – London: Edward Arnold, 1967.

Serbanescu-Jitariu G., Torna C. The morphology and anatomy of plants. – Buharest: Didactics and Pedagogic Publishing House, 2002.

Seo S., Seto H., Koshino H., Yoshida S., Ohashi Y. A diterpene as an endogenous signal for the activation of defense responses to infection with Tobacco mosaic virus and wounding in tobacco // Plant Cell. – 2003. – **15**. – P. 863–873.

Sinnot E. W. The Cell–organ relationship in plant organization // Growth. – 1940. – Suppl. **77**.

Sitte P., Rennier P. Untersuchungen a cuticularen Zellwandschichten // Planta. – 1963. – **60**. – P. 19–40.

Shi Hua, Yang Kunyun, Xiong L. et al. Effect of calcium ions on the secondary structures of photosystem II and its relations with photoinhibition // Chinese Science Bulletin. – 1998. – **43**. – P. 1722–1727

Shi Guo-xin, Xu Xiang-sheng, Chen Wei-Pei. A study of the development and ultrastructure of axillary squamules of *Sagittaria sagittifolia* // Acta Bot. Sinica. – 1993. – **35**. – P. 6–12.

Smith M.W., Ager P.l. Effect of soil flooding on leaf gas exchange of seedling pecan trees // Hort Sci. – 1988. – **23**. – P. 370–372.

Smith M.., Ghosh S., Dumbroff E., Thompson J. Characterization of thylakoid–derived lipid–protein particles bearing the large subuit of ribulose–1,5–biphosphate carboxylase /oxygenase // Plant Physiol. –1997. – **155**. – P. 1073–1082.

Smith F.F., Walker N.A. Photosynthesis by Aquatic Plants: Effects of unstirred layers in relation to assimilation of CO_2 and HCO^-_3 and isotopic discrimination // New Phytol. – 1981. – **6**. – P. 245–259.

Smith L.G., Hake S. The initiation and determination of leaves **//** The Plant Cell. – 1992. – **4**. – P. 1017–1027.

*Sorrell B.K., Brix H., Orr P.T***.** *Eleucharis sphacelata*: internal gas transport pathways and modeling of aeration by pressurized flow and diffusion // New Phytol. – 1997. – **136**. – P. 433–442.

Sparks P.D., Postlethwait S.N.. Comparative morphogenesis of the dimorphic leaves of *Cyanopsis tetragonoloba* // Amer. J. Bot. – 1967, ***a***. – **54**. – P. 281–285.

Sparks P.D., Postlethwait S.N. Physiological control of the dimorphic leaves of *Cyamopsis tetragonoloba* // Amer. J. Bot. – 1967, ***b***. – **54**. – P. 286–290.

Staal M., Elzenga J.T.M., Prins H.B.A. ^{14}C fixation by leaves and leaf cell protoplasts of the submerged aquatic angiosperm *Potamogeton lucens*: carbon dioxide or bicarbonate? // Plant Physiol. – 1989. – **90**. – P. 1035–1040.

Stein O.L., Fosket E.B. Comparative developmental anatomy of shoots of juvenile and adult *Hedera helix* // Amer. J. Bot. – 1969. – **56**. – P. 546–551.

Steude E., Henzler T. Water channels in plants: to basic concepts of water transport change? // J. Exp. Bot. – 1995. – **46**. – P. 1067–1076.

Subbaiah C.C., Bush D.C., Sachs M.M. Mitochondrial contribution to the anoxic Ca^{2+} signal in maize suspension–cultered cells // Plant Physiol. – 1998. – **11**. – P. 759–776.

Summers J.E., Ratcliffe R.G., Jackson M.B. Anoxia tolerance in the aquatic monocot *Potamogeton pectinatus*: absence of oxygen stimulates elongation in association with an unusually large Pasteur Effect // J. Exp. Bot. – 2000. – **51**. – P. 1413–1422.

Tai-Chung Wu. The function of trichomes of an amphibious fern, *Marsilea quadrifolia* // American Fern Journal. – 2010. - 09 Dec, 2010.

Taiz L., Zeiger E. Plant Physiology. – Sunderland, MA, USA. : Sinauer Associates, 1998.

Taka-aki Ono, Rompel A., Mino H., Chiba N. Function in photosynthetic oxygen evolution studied by alkani metal cations substituties // Biophysical J. – 2001. – **81**. – P. 1831–1840.

Takeda F., Wisniewski M.E., Glenn D.M. Oclusion of water pores prevents guttation in older strawberry leaves // J. Amer. Soc. Hort. Sci. – 1991. – **116**. – P. 1122–1125.

Tanaka T., Tsuji H. Effects of calcium on chlorophyll synthesis and stability in the early phase of greening in *Cucumber* cotyledons // Plant Physiol. – 1980. - **65**. – P. 1211–1215.

Taylor N.G., Schible W-R., Cutler S., Sumerville C.R., Turner S.R. The *irregular xylem3* locus of *Arabidopsis* encodes a cellulose synthase required for secondary cell wall synthesis // Plant Cell. – 1999. – **11**. – P. 769–780.

Taylor N.G., Laurie S.., Turner S. Multiple cellulose synthase catalytic subunits are required for cellulose synthesis in *Arabidopsis* // The Plant Cell. – 2000. – **12**. – P. 2529–2540.

Terashima I., Handa U.T., Tazoe Y. et al. Irradiance and phenotype: comparative ecodevelopment of sun and shade leaves in relation to photosynthetic CO_2 diffusion // J. Exp. Bot. 2006. – **57**. – P. 343–354.

Terashima I., Miyazawa S.-I., Handa U.T. Why are sun leaves thicker than shade leaves? Consideration based on analyses of CO_2 diffusion in the leaf // J. Plant Res. – 2001. – **114**. – P. 93–105.

Thompson W.A., Kriedermann P.E., Craig I.E. Photosynthetic response to light and nutrients in sun–tolerant and shade–tolerant rainforest trees. 1. Growth, leaf anatomy and nutrient content // Austr. J. Plant Physiol. – 1992. – **19**. – P. 1–18.

Titus J.E., Sullivan P.G. Heterophylly in the yellow waterlily, *Nuphar variegate* (Nymphaeaceae): effects of [CO_2], natural sediment type, and water depth // Amer. J. Bot. – 2001. – **88**. – P. 1469–1478.

Tsuge T., Tsukaya H., Uchimiya H. Two independent and polarized processes of cell elongation regulate leaf blade expansion in *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. // Development. – 1996. –**122**. – P. 1589 –1600.

*Tsukaya H***.** The leaf index: heteroblasty, natural variation, and the genetic control of polar processes of leaf explanation // Plant Cell Physiol. – 2002. – **43**. – P. 372–378.

Tsukaya H. Mechanism of leaf–shape determination // Ann. Rev. Plant Biol. – 2006. – **57**. – P. 477–4960.

Tsukaya H., Tsuge T., Uchimiya H. The cotyledon: A superior system for studies of leaf development // Planta. – 1994. – **195**. – P. 309–312.

Uchino A., Samejima M., Ishii R., Ueno O. Photosynthetic carbon metabolism in an amphibious sedge, *Eleocharis baldwinii* (Torr.) Chapman: modified expression of C_4 characteristics under submerged aquatic conditions // Plant Cell Physiol. – 1995. – **36**. – P. 229–239.

Uehlein N., Lovisolo C., Siefritz F., Kaldenhoff R. The tobacco aquaporin *NtAQP1* is a membrane CO_2 pore with physiological functions // Nature. – 2003. – **425**. – P. 734–737.

*Ueno O***.** Structural characterization of photosynthetic cells in an amphibious sedge, *Eleocharis vivipara*, in relation to C_3 and C_4 metabolism // Planta. – 1996, ***a***. – **199**. – P. 382–393.

Ueno O. Immunocytochemical localization of enzymes involved in the C_3 and C_4 pathways in the photosynthetic cells of an amphibious sedge, *Eleocharis vivipara* // Planta. – 1996, ***b***. – **199**. – P. 394–403.

Ueno O. Induction of Cranz anatomy and C4–like biochemical characteristics in submerged amphibious plant by abscisic acid // Plant Cell. – 1998. – **10**. – P. 571–583.

Ueno O., Samejima M., Muto S., Miyachi S. Photosynthetic characteristics of an amphibious plant, *Eleocharis vivipara*: expression of C_4 and C_3 modes in contrasting environments // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 1988. – **85**. – P. 6733–6737.

Ueno O., Takeda T., Samejima M., Kondo A. Photosynthetic characteristic of an amphibious C_4 plant, *Eleocharis retroflexa* ssp. *chaetaria* // Plant Prod. Sci. – 1998. – **1**. – P. 165–173.

Uphof J.C.T. Plant hairs / Encyclopedia of Plant Anatomy. – 1962. – **5**. – P. 1-206.

Usherwood J.R., Ennos A.R., Ball D.J. Mechanical and anatomical adaptations in terrestrial and quatic buttercups to their respective environments // J. Exp. Bot. – 1997. – **48**. – P. 1469–1475.

Van der Knaap E., Jagoueix S., Kende H. Expression of an ortholog of replication protein A1 (RPA1) is induced by gibberellin in deepwater rice // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 1997. – **94**. – P. 9979–9983.

Van der Knaap E., Song W.Y., Ruan D.L., et al. Expression of a gibberellin–induced leucine–rich repeat receptor–like protein kinase in deepwater rice and its interaction with kinase–associated protein phosphatase // Plant Physiol. – 1999. – **120**. – P. 559–569.

Van der Straeten D., Zhou Z., Prinsen E., et al. A comparative molecular-physiological study of submergence response in lowland and deepwater rice // Plant Physiol. – 2001. – **125.** – P. 955–968.

Van T.K., Haller W.T., Bowes G. Comparison of the photosynthetic characteristics of three submersed aquatic plants // Plant Physiol. – 1976. – **58**. – P. 761–768.

Vartapetian B., Andreeva I., Generozova I. et al. Functional electron microscopy in studies of plant response and adaptation to anaerobic stress // Ann. Bot. – 2003. – **91**. – P. 155–172.

Vartapetian B, Andreeva I., Maslova I., Davtian N. The oxygen and ultrastructure of root cells // Agrochimica. – 1970. – **15**. – P. 1–19.

Vartapetian B., Mazliak P, Lance C. Lipid biosynthesis in rice coleoptiles grown in the presence or in the absence of oxygen // Plant Sci. Letters. – 1978. – **13**. – P. 321–328.

*Vervuren P.J.A., Blom C.W.T.M., de Kroon H***.** Extreme flooding evens on the Rhine and the survival and distribution of raparian plant species // J. Ecol. – 2003. – **91**. – P. 135–146.

Villani Ph., Etnier S.A. Natural history of heterophylly in *Nymphaea adorata* ssp. Tuberose (*Nymphaeaceae*) // Northeastern Naturalist. – 2008. – P. 1–9.

*Virk S., Cleland R***.** Calcium and the mechanical properties of soybean hypocotyls cell walls: Possible role of calcium and protons in cell-wall loosening // Planta. – 1988. – **176**. – P. 60–67.

Visser E.J.W., Blom C.W., Voesenek L.A.C.J. Flooding induced adventious rooting in *Rumex:* morphology and development in an ecological perspective // Acta Bot. Neerlandica. – 1996. – **4**. – P. 17–28.

Visser E.J.W., Colmer T.D., Blom C.W.P.M., Voesenek L.A.C.J. Changes in growth, porosity, and radial oxygen loss from adventitious roots of selected mono- and dicotyledonous wetland species with contrasting types of aerenchyma // Plant Cell and Environ. – 2000. – **23**. – P. 1237–1245.

Visser E.J.W., Nabben R.H.M., Blom C.W.P.M., Voesenek L.A.C.J. Elongation by primary lateral roots and adventitious roots during conditions of hypoxia and high ethylene concentrations // Plant Cell and Environ. – 1997. – **20**. – P. 647–653.

Voesenek L.A.C.J., Blom C.W.P.M. Stimulated shoot elongation: a mechanism of semiaquatic plants to avoid submergence stress // In: Plant Responses to Environmental Stress: From Phytohormones to Genome Reorganization, ed. H.R. Lerner. – New York: Marcel Dekker, 1999. – P. 431–448.

Voesenek L.A.C.J., Jakson M.B., Toebes A.H.W. et al. Desubmergence–induced ethylene production in *Rumex palustris* regulation and ecophysiological significance // Plant J. – 2003. – **33**. – P. 341–352.

Voesenek L.A.C.J., Rijnders J.H.G.M., Peeters A.J.M. et al. Plant hormones regulate fast shoot elongation under water: from genes to communities // Ecology. – 2004. – **85**. – P. 16–27.

Voesenek L.A.C.J., Colmer T.D., Pierik R. et al. How plants cope with complete submergence // New Phytol. – 2006. – **170**. – P. 213–226.

Vogel S. Life in Moving Fluids. The physical biology of flow. Princeton, NJ, USA.: Princeton University Press, 1994. – 467 p.

Vogelmann T.C. Plant tissue optics // Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. – 1993. – **44**. – P. 231–251.

Vogelmann T.C. Light within the plant / Photomorphogenesis in Plants. Kendrick R.E., Kronenberg G.H.M., eds. – Dordrecht, The Netherlands: Kluwer Acad. Publishers, 1994.

von Caemmerer S., Quick W.P. Rubisco: physiology *in vivo* / Photosynthesis, physiology and metabolism. Leegood R.C., Sharkey T.D., von Caemmerer S., eds. – Dordrecht: Kluwer Acad. Publishers. – 2000. – P. 85–113.

Vreeburg R.A.M., Benschop J.J., Peeters A.J.M., et al. Ethylene regulates fast apoplastic acidification and expansin A transcription during submergence-induced petiole elongation in *Rumex palustris* // Plant J. – 2005. – **43**. – P. 597–610.

Vrettos J.S., Brudvig G.W. Water oxidation chemistry of photosystem II // Phil. Trans. R. Soc. Lond. – 2002. – **357**. – P: 1395–1405.

Vriezen W.H., De Graaf B., Mariani C., Voesenek L.A.C.J. Submergence induces expansin gene expression in flooding–tolerant *Rumex palustris* and not in flooding–intolerant *R. acetosa* // Planta. – 2000. – 210. – P. 956–963.

Vriezen W.H., Hulzink R., Mariani C., Voesenek L.A.C.J. 1–Aminocyclopropane–1–carboxylate oxidase activity limits ethylene biosynthesis in *Rumex palustris* during submergence // Plant Physiol. – 1999. – **121**. – P. 189–195.

Vriezen W.H., van Rijn C.P.E., Voesenek L.A.C.J., Mariana C. A homolog of the *Arabidopsis thaliana* ERS gene is actively regulated in *Rumex palustris* upon flooding // Plant J. – 1997. – **11**. – P. 1265–1271.

Wagner G.J., Wang E., Sheperd R.W. New approaches for studing and expioiting an old protuberance, the plant trichome // Ann. Bot. – 2004. – **93**. – P. 3–11.

Wample R.L., Davis R.W. Effect of flooding on starch accumulation in chloroplasts of sunflower (*Helianthus annuus* L.) // Plant Physiol. – 1983. –**73**. – P. 195–198.

Wardle, P. The Vegetation of New Zealand. (Cambridge Univ. Press, New York, 1991. (Цитовано за Givnish et al., 1994).

Watson M.A., Carrier J.C., Cook G.L. Effects of exogenously supplied gibberellic acid (GA3) on patterns of water hyacinth development // Aquat. Bot. – 1982. – **13**. – P. 57–68.

Webb C.J. Heterophylly in *Eryngium vesiculosum* (Umbelliferae) // New Zeal. J. Bot. – 1984. – **22**. – P. 29–33.

Webb T., Armstrong W. The effects of anoxia and carbohydrates on the growth and viability of rice, pea and pumpkin roots // J. Exp. Bot. – 1983. – **34.** – P. 579–603.

Webb A., McAinsh M., Mansfield T., Hetherington A. Carbon dioxide induces increases in quard cell cytosolic free calcium // Plant J. – 1996. – **9**. – P. 297–304.

Weig A., Deswarte C., Chrispeels M.J. The major instrimsic protein family of *Arabidopsis* has 23 members that form three distinct // Plant Physiol. – 1997. – **114**. – P. 1347–1357.

Wells C.L., Pigliucci M. Adaptive phenotypic plasticity: the case of heterophylly in aquatic plant // Perspectives in Plant Ecol. Evolution and Systematics. – 2000. – **3**. – P. 1–18.

Werker E. Trichome diversity and development // Adv. Bot. Res. – 2000. – **31.** – P. 1–35.

Wiegleb G. Notes on pondweeds: outlines for a monographical treatment of the genus *Potamogeton* L. // Feddes Repert. – 1988. – **99**. – P. 249–266.

Wilkinson H. P. The plant surface (mainly leaf). *In:* Anatomy of the dicotyledons, Eds. C. R. Metcalfe and L. Chalk. 2nd ed., Clarendon Press, Oxford, UK., 1979. – Vol. **1**. – P. 97–165.

Winn A.A. The functional significance and fitness consequences of heterophylly // Int. J. Plant Sci. – 1999. – **160**. – P. 113–121.

*Woitke M., Hartung W., Gimmler H., Heilmeier H***.** Chlorophyll fluorescence of submerged and floating leaves of the aquatic resurrection plant *Chamaegigas intrepidus* // Funct. Plant Biol. – 2004. – **31**. – P. 53–62.

Woodvine M.A., Dengler N.G. Cellular correlates of heterophyllous leaf shape change in the freshwater buttecup *Ranunculus flabellaris* / Abstracts of XVI Internat. Bot. Congress. – 1999. – Abstract № 5613.

Woodvine M.A. Cellular correlates of heterophyllous leaf shape change in the freshwater buttercup *Ranunculus flabellaris* Raf. **//** A thesis submitted in conformity with the requirements for the degree of Master of Sci. Graduate Department of Botany. – Canada, Univ. Toronto, 1999. – 288 p.

Wordell Filho J.A., Rowe E., Goncalves P.A. et al. Manejo fitossaitario na cultura da cebola. Florianopolis: Epagri, 2006. - 226 p.

Wu Y., Kuzma J., Marechal E. et al. Abscisic acid signaling throught cyclic ADP–ribose in plants // Science. – 1997. – **278**. – P. 2126– 2130.

Yamaguchi–Shinozaki K., Koizumi M., Urao S., Shinozaki K. Molecular cloning of 9 cDNA that are responsive to dessication in *Arabidopsis thaliana.* Sequence analysis of one cDNA that encodes a putative transmembrane channel protein // Ibid. – 1992. – **33**. – P. 217–224.

Yang J.P., Dengler N.G., Horton R.F. Heterophylly in *Ranunculus flabellaris*: The effect of abscisic acid on leaf anatomy // Ann. Bot. – 1987. – **60**. – P. 117–125.

*Yang J.P., Dengler N.G., Donnelly P.M., Dickinson T.A***.** Heterophylly in *Ranunculus flabellaris*: The effect of abscisic acid on leaf ultrastructure // Ann. Bot. – 1990. – **65**. – P. 603–615.

Yang J.P., Dickinson T.A., Dengler N.G. A morphometrical analysis of heterophyllous leaf development in *Ranunculus flabellaris* // Int. J. Plant Sci. – 1995. – **156**. – P. 590–602.

Young J.P., Horton R.F. Heterophylly in *Ranunculus flabellaris* and the effect of abscisic acid // Ann. Bot. – 1985. – **55.** – P. 899–902.

Yates D., Hutley L.B. Polar uptake of water by wet leaves of *Sloanea woollsii*, an Australian subtropical rainforest tree // Austral. J. Bot. – 1995. – **43**. – P. 157–167.

Zenoni S., Reale L., Tornielli G.B. et al. Down regulation of the *Petunia hybryda* α–expansin gene *PhEXP1* reduces the amount of crystalline cellulose in cell walls and leads to phenotypic changes in petal limbs // The Plant Cell. – 2004. – **16**. – P. 295–308.

Zimnmermann J.L. Cheyenne Bottoms. Wetland in Jeopardy. Ed. Capron M.B. Kansas State Univ.: University Press of Kansas, 1993. – P. -197.

Zhang W.H., Tyerman S.D. Effects of low O_2 concentration and azide on hydraulic conductivity and osmotic volume of the cortical cells of wheat roots // Austr. J. Plant Physiol. – 1991. – **18.** – P. 603–613.

Zheng W.J., Zheng X.P., Zhang C.L. A survey of photosynthetic carbon metabolism in 4 ecotypes of *Fragmites australis* in northwest China: leaf anatomy, ultrastructure, and activities of ribulose 1,5-biphosphate carboxylase, phosphoenolpyruvate carboxylase and glycolate oxidase // Physiol. Plant. – 2000. – **110.** – P. 183–189.

Xi-Qing Wang, Wei-Hua Wu, Assmann SM. Differential responses of abaxial and adaxial quard cells of Broad Bean to abscisic acid and calcium // Plant Physiol. – 1998. – **118**. – P. 1421–1429.

*Xu K., Xu X., Fukao T. et al***.** *Sub1A* is an ethylene–response–factor–like gene that conffers submergence tolerance to rice // Nature. – 2006. – **442**. – P. 705–708.

ДОДАТОК

ПОКАЖЧИК ЛАТИНСЬКО-УКРАЇНСЬКИХ НАЗВ РОДИН І ВИДІВ РОСЛИН*

Родина AIZOACEAE (Аізові):

Mesembryanthemum crystallinum L. – кришталева трава. 70

Родина ALISMATACEAE (Частухові):

Alisma plantago–aquatica L. – частуха подорожникова. 51, 90, 102, 126

Sagittaria chilensis Cham. et Schltdl – стрілолист чилійський. 11

S. filiformis J.G. Sm. – стрілолист ниткоподібний. 11, 26

S. lancifolia L. – стрілолист ланцетолистий. 98

S. longirostra (Micheli) J. G. Sm. – стрілолист довгоклювий. 11

S. montevidensis Cham. et Schltdl – стрілолист уругвайський. 11

S. platyphylla (Engelm.) J.G. Sm. – стрілолист плосколистий. 11

S. sagittifolia L. – стрілолист звичайний. 6, 11, 25, 26, 40, 52, 53, 75, 77, 99,108, 145

Родина ALLIACEAE (Цибулеві):

Allium cepa L. – цибуля ріпчаста. Стр. 70

Родина AMARYLLIDACEAE (Амарилісові):

Clivia (L.) *sp.* – Клівія. 62

Родина APIACEAE (Селерові) [(Umbreliferae) – Зонтичні]:

Anthriscus cerefolium (L.) Hoffm. – бугила волокниста, [журниця, кервель (бутенелиста)], 11

Apium graveolens L. – селера пахуча. 11

Astrodaucus orientalis Drube – морковниця східна. 11

Conioselinum tataricum Hoffm. – свистуля татарська (гірчовник татарський). 11

Daucus carota L. – морква дика. 44, 45

Eryngium planum L. – синьоголовник плескатий (плосколистий). 11

E. campestre L. – синьоголовник польовий. 11

Heracleum (L.) *sp*. – борщівник. 11

---

* У ПОКАЖЧИКУ відсутні назви деяких видів, що зростають в Америці, Африці, Японії й на осторах океанів

Pastinaca sativa L. – пастернак посівний. 11, 28
Petroselinum crispum (Mill.) A.W. Hill. – петрушка кучерява. 11
Oenanthe aquatica (L.) Poir. – омег водяний. 11, 44-46, 62
Sium latifolium L. – вех широколистий. 6, 11, 24,27, 31, 32, 40, 48-51, 70-72, 74, 87- 92, 108, 119-124,126-131,133, 134, 145
S. sisaroidem D.C. – вех сизароподібний. 11, 27

Родина ARACEAE (Арумові, Ароїдні):
Acorus calamus L. – аїр очеретяний (тростинний), (лепеха), (татарське зілля). 98
Pothos aureus Linden ex Andre – лотос золотистий. 111

Родина ARALIACEAE (Аралійові):
Hedera helix L. – плющ звичайний. 27, 64

Родина ASTERACEAE (Айстрові) COMPOSITACEAE (Складноцвіті):
Achillea millefolium L. – деревій тисячолистий. 44, 45
Cirsium horridum Michx. – осот ощетинений. 62
Helianthus annuus L. – соняшник звичайний. 70, 84
Senecio lautus L. – хрестовик приморський. 27, 28

Родина AUSTROBAIEYACEAE (Австробейлієві):
Austrobaileya maculata C. T. White – австробайлія плямиста. 73
A. scandens C. T. White – австробайлія здіймаюча. 73

Родина BALSAMINACEAE (Бальзамінові):
Impatiens parviflora D. C. – розрив-трава дрібноквіткова (бальзамін). 111

Родина BRASSICACEAE (Капустяні):
Arabidopsis thaliana (L.) Heynh. – гусимець Таля. 23, 94, 107, 136, 137
Brassica napus L. – ріпак. 70

Родина CALLITRICHACEAE (Виринницеві), (Болотникові):
Callitriche L. *sp*. – виринниця. 39
Callitriche demersum L. – виринниця занурена. 51
C. intermedia Hoppe. – виринниця проміжна. 13, 22
C. heterophylla Pursh. – виринниця різнолиста. 13, 23, 116, 117
C. palustris L. – виринниця болотна. 51
C. platycarpa Kutz. – виринниця широкоплодна. 116
C. polymorpha Lönnr. – варинниця мінлива (болотник мінливий). 11
C. stagnalis Scop. – варинниця ставкова. 13

Родина CAMPANULACEAE (Дзвоникові):
Campanula rotundifolia L. – дзвоники круглолисті. 12, 27, 28, 65

Родина CELASTRACEAE (Бруслинові):
Celastrus orbiculatus (Thunb.) – бруслина округла (деревогубець круглий). 11

Родина CERATOPHYLLACEAE (Куширові):
Ceratophyllum demersum L. – роголистник занурений (роголистник). 51, 114

Родина CHENOPODIACEAE (Лободові):
Beta vulgaris L. – буряк звичайний. 70
Spinacia oleracea L. – шпинат городній. 32

Родина COMMELINACEAE (Комелінові) :
Tradescantia L. *sp*. – традесканція. 70

Родина CUCURBITACEAE (Гарбузові):
Cucurbita pepo L. – гарбуз звичайний. 97

Родина CYPERACEAE (Осокові):
Eleocharis vivipara Link – ситняг живородний. 42, 100, 106, 107
Eleocharis retroflexa (Poir.) Urb – ситняг (елеохаріс, осока). 101
Eriophorum angustifolium Honck. – пухівка вузьколиста. 105
Scirpus lacustris L. – очерет озерний. 12

Родина DIONCOPHYLLACEAE (Діонкофілові):
Triphyophyllum peltatum (Hutch. et Dalziel) Airy Shaw. – тріофіл щитоподібний. 12, 27, 28

Родина ERICACEAE (Верескові):
Vaccinium ashei J. M. Reade – чорниця Еші. 61

Родина FABACEAE (Бобові):
Thermopsis montana Nutt. ex Torr. et A. Gray – термопсис гірський. 36
Pisum sativum L. - горох посівний. 97
Vicia faba L. – біб кінський. 126

Родина HALORAGACEAE (Столисникові):
Myriophyllum heterophyllum Michx. – водопериця різнолиста. 39
M. procerpinacoides Gill. ex Hook. et Arn. – водопериця прозерпинакоподібна. 12
M. spicatum L. – водопериця колосиста. 61
M. triphyllum Michx. – водопериця трилиста. 12

M. verticillatum L. – водопериця кільчаста. 43
Proserpinaca intermedia L. – прозерпінака проміжна. 13
P. palustris L. – прозерпінака болотна. 13, 23, 24, 31, 33
P. pectinata Larn. – прозерпінака гребінчастолиста. 13

Родина HIPPURIDACEAE (Хвощівникові) (Водянососонкові):
Hippuris vulgaris L – хвощівник звичайний, водяна сосонка. 12, 103, 111, 115, 116

Родина HYDROCHARITACEAE (Водокрасові) (Жабурникові):
Elodea canadensis Michx. – елодея канадська, водяна чума. 57, 85, 86, 113, 114
E. nuttalii (Planch.) H. St. John – елодея Нутталя. 100, 113, 114
E. densa C. Rich. – елодея густа. 57, 100, 113
Hydrilla. verticillata (L. f) Royle – гідрилла кільчаста. 57, 105, 113
Vallisneria spiralis L. – валіснерія спіральна. 43, 85

Родина JUGLANDACEAE (Горіхові):
Carya illinoinensis (Wangenh.) K. Koch – горіх-пекан. 61

Родина JUNCACEAE (Ситникові):
Juncuss heterophylla L. – ситник різнолистий. 13
J. obtusifolius L. – ситник туполистий. 13

Родина LABIATAE (Губоцвіті):
Mentha aquatica L. – м'ята водяна. 44, 45, 62
Salvia pratensis L. – шавлія лучна. 45

Родина LEMNACEAE (Ряскові):
Lemna minor L. – ряска мала. 86

Родина LOBELIACEAE (Лобелієві):
Lobelia dortmanna L. – лобелія (спляча) Дортманна. 65, 113

Родина MARSILEACEAE (Марсилієві):
Marsilea drummondii Braun – марсилія Друммонді. 117
M. quadrifolia L. – марсилія чотирилиста. 12, 26, 27,65, 103, 111, 116, 131, 135, 137
Regnellidium diphyllum Lindm. – регнелідіум дволистий. 137

Родина MENYANTHACEAE (Бобівникові):
Nymphoides coreana H. Lev. Hara – плавун щитоподібний (болотоквітник корейський). 86
Nymphoides peltata (S. G. Gmel.) Kuntze – плавун (болотоквітник) щитолистий. 105, 138

Родина MYRTACEAE (Миртові):
Eucalyptus globulus Labill. – евкаліпт попелястий (кулястий). 12

Родина NYMPHAEACEAE (Лататтєві):
Nuphar advena (Aiton) W.T. Aiton – глечики заносні (іноземні). 24, 66, 67
Nuphar lutea (L.) Sibth. et Sm. – глечики жовті. 6, 12, 26, 40, 42, 51, 54, 55, 67, 81, 82, 84, 96, 99, 108, 145
Nuphar pumila (Timm.) DC – глечики малі. 41
Nuphar schimadai Hayata – глечики шимадії. 86
Nuphar variegata Engelm. ex Durand – глечики рябі. 12, 112
Nymphaea caerulea Savigny – латаття блакитне (лотос). 66, 67
Nymphaea candida C. Presl – латаття сніжнобіле. 24
Nymphaea flava Aether ex Audubon – латаття жовте (лотос). 67
Nymphaea nouchali Burm. f. – латаття зіркове (блакитне) (лотос). 67
Numphaea odorata Aiton – водяна лілія. 24
Nymphaea polysepala (Engelm.) Greene. – латаття багатопелюсткове (лотос). 66, 67
Victoria amazonica Sowerby – вікторія амазонська (амазонська водна лілія). 65, 66, 67

Родина ONAGRACEAE (Онагрові):
Ludwigia arcuata Walter – людвігія дугоподібна. 12, 58, 116, 117
L. palustris L. Ell. – людвігія болотна. 12
L. repens C. I. Peng – людвігія повзуча. 12, 40, 41

Родина PLANTAGINACEAE (Подорожникові):
Littorella uniflora Busby – літорелла (прибережниця) одноквіткова. 12, 113

Родина POACEAE (Тонконогові) [GRAMINEAE (Злакові)]:
Agrostis canina L. – мітлиця собача. 98
Hordeum vulgare L. – ячмінь звичайний. 85
Oryza sativa L. – рис посівний. 97, 105, 107, 137, 138
Phragmites australis Trin. ex Steud. – очерет південний (звичайний). 118
Triticum aestivum L. – пшениця літня (м’яка). 85
Zea mays L. – кукурудза. 124

Родина POLYGONACEAE (Гречкові):
Rumex acetosa L. – щавель кислий. 139
R. crispus L. – щавель кучерявий. 105, 111
R. palustris L. Smitt. – щавель багновий (болотний). 12, 32, 41, 43, 45, 57, 62, 104, 105, 112, 117, 137, 139

R. thyrsiflorus Fing. – щавель тирсоквітковий (пірамідальний). 45, 104
Polygonum amphibium L. – спориш земневодний (трава щуки), (гірчак). 12, 99
P. spectabile Mart. – спориш повернутий. 12

Родина PONTEDERIACEAE (Понтедерієві):
Eichhornia crassipes (Mart.) Solms – ейхорнія товстувата (водяний гіацинт). 12, 117

Родина POTAMOGETONACEAE (Рдесникові):
Potamogeton alpinus Balb. – рдесник альпійський. 12, 18, 42
P. amphibium L. – рдесник земневодний. 12
P. anguillantus L. – рдесник звужений. 30, 39
P. compressus L. – рдесник сплюснутий. 42
P. crispus L. – рдесник кучерявий. 18, 42
P. distinctus (L.) A. Benn. – рдесник відмінний. 18, 57, 58, 105
P. fluitans Roth – рдесник проточний. 12, 40
P. lucens L. – рдесник блискучий. 13, 42, 102, 114, 134
P. malainus L. – рдесник малайський. 12, 18, 30, 39
P. natans L. – рдесник плаваючий. 12, 13, 14, 40, 102
P. nodosus L. – рдесник – почучея, почучейна трава. 12, 13, 14, 103, 116, 117
P. palustris L. – рдесник болотний. 115
P. pectinatus L. – рдесник гребінчастий. 14, 42, 61, 98, 105
P. perfoliatus L. – рдесник пронизанолистий. 12, 13, 14, 18, 30, 39, 42
P. pusillus L. – рдесник маленький. 14, 42

Родина RANUNCULACEAE (Жовтецеві):
Ranunculus aquatilis L. – жовтець водний. 14, 112, 113
R. auricomus L. – жовтець золотистий. 12
R. diversifolius (Gilib.) Min. – жовтець багатолистий. 12
R. flabellaris L. – жовтець віхалоподібний. 14, 40, 102, 104
R. flammula L. – жовтець вогнистий. 12, 14
R. hederacea L. – жовтець плющоподібний. 14
R. heterophyllus L. – жовтець різнолистий. 12
R. gmelinii DC. – жовтець Гмеліна. 41
R. palustris L. – жовтець болотний. 12, 107, 137, 138
R. penicillatus Dumort. – жовтець кісточкоподібний. 114
R. purschii (L.) Richards – жовтець Пурше. 12
R. sceleratus L. – жовтець отруйний. 12, 41, 99, 105
R. trichophyllus Chaix – жовтець волосоподібний. 114
R. vulgaris L. – жовтець звичайний. 131

Родина ROSACEAE (Розові):
Comarum palustre L. – вовче тіло болотне. 51
Fragaria vesca L. – суниці лісові. 65
Potentilla reptans L. – перстач повзучий. 44, 45
P. verna L. – перстач весняний. 45

Родина SCROPHULARIACEAE (Ранникові):
Ambulia hottonoides L. – амбулія плавушникоподібна. 12
Craterostigma plantagineum Hochst. - blum gem. 70
Hydrotriche hottoniiflora L. – водовоюсниця плавушниколиста. 12
Veronica anagallis–aquatica L. – вероніка джерельна. 34-38, 58, 103

Родина SOLANACEAE (Пасльонові):
Nicotiana tabacum L. – тютюн справжній. 99
Petunia hybrida Juss. – петунія гібридна. 70, 124

Родина SPARGANIACEAE (Їжачоголівкові):
Sparganium emersum L. – їжача головка спливаюча. 65

Родина TRAPACEAE (Водяногоріхові) [HYDROCARYACEAE (Рогульникові)]:
Trapa natas L. – водяний горіх плаваючий. 12, 24, 25, 43, 65, 138

Родина TYPHACEAE (Рогозові):
Typha angustifolia L. – рогіз вузьколистий. 40, 41
T. latifolia L. – рогіз широколистий. 40, 41

Родина VALERIANACEAE (Валеріанові):
Valerianella L. – мласкавець. 32

ВОДОРОСТІ

Chara fragilis Desv. in Loisel – хара ламка - харові водорості. 70

Nitellopsis obtuse (N.A. Desvaux) J. Groves – нітелопсис - харові водорості. 125

Dunaliella acidophila Teod. – дуналіела кисла – Зелені во́дорості. 32

Dunaliella parva Teod. – дуналіела дрібна – Зелені водорості. 32

Наукове видання

НЕДУХА Олена Макарівна

ГЕТЕРОФІЛІЯ У РОСЛИН

Відповідальні редактори: докт. біол. наук ***Н.О. Білявська***
докт. біол. наук ***О.М. Недуха***

Технічний редактор: *Л.В. Фурта*
Дизайн обкладинки: *П.Е. Фурта*

Підписано до друку 15.12.2011. Формат: 70 х 100/16. Папір офс.
Гарнітура: Book Antigua. Друк офс. Умов. друк. арк. 16,9.
Обл.-вид. арк. 17,3.
Наклад: 100 прим. Замовлення № 11-41

«Альтерпрес», 01034 Київ, вул. В. Житомирська, 28.
Свідоцтво про реєстрацію ДК №177 від 15.09.2000 р.

Віддруковано: «Альтерпрес», 04112 Київ, вул. Шамрила, 23